DEU
2336

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

12755

Bought

April 3, 1913.

12,755

Verhandlungen

der

Deutschen Zoologischen Gesellschaft

auf der

zweiundzwanzigsten Jahresversammlung

zu Halle, vom 28. bis 31. Mai 1912.

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. A. Brauer
Schriftführer der Gesellschaft.

Mit 138 Figuren im Text und 1 Tafel.

Leipzig
In Kommission bei Wilhelm Engelmann
1912.

Verhandlungen

der

Deutschen Zoologischen Gesellschaft

auf der

zweiundzwanzigsten Jahresversammlung

zu Halle, vom 28. bis 31. Mai 1912.

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. A. Brauer
Schriftführer der Gesellschaft.

Mit 138 Figuren im Text und 1 Tafel.

Leipzig
In Kommission bei Wilhelm Engelmann
1912.

Druck von A. Hopfer, Burg b. M.

Anwesende.

Vorstand: Prof. Korschelt (Marburg), Vorsitzender, Prof. Heider (Innsbruck), stellvertretender Vorsitzender, Prof. Brauer (Berlin), Schriftführer.

Mitglieder: Prof. Apstein (Berlin), Dr. Balss (München), Dr. Baltzer (Würzburg), Dr. Becher (Gießen), Prof. van Bemmelen (Groningen), Prof. Borgert (Bonn), Prof. Brandes (Dresden), Prof. Braun (Königsberg), Prof. Bresslau (Straßburg), Prof. Brüel (Halle), Dr. Dampf (Königsberg), Dr. Demoll (Gießen), Prof. Döderlein (Straßburg), Dr. Duncker (Bremen), Ehrmann (Leipzig), Frl. Dr. Erdmann (Berlin), Dr. Erhard (München), Prof. Escherich (Tharandt), Dr. Franz (Frankfurt), Dr. Friese (Schwerin), Dr. v. Frisch (München), Prof. Gebhardt (Halle), Dr. Gering (Halle), Prof. Goldschmidt (München), Prof. Haecker (Halle), Dr. Hase (Jena), Dr. Hanitzsch (Leipzig), Prof. Hartmann (Berlin), Dr. Hempelmann (Leipzig), Dr. Hentschel (Hamburg), Prof. Hesse (Berlin), Prof. Heymons (Berlin), Prof. Hoffmann (Göttingen), Prof. Jaekel (Berlin), Dr. Japha (Halle), Dr. Kautzsch (Kiel), Prof. Klunzinger (Stuttgart), Prof. Kraepelin (Hamburg), Dr. Krüger (München), Frl. Dr. Kuttner (Halle), Prof. Lampert (Stuttgart), Prof. Lohmann (Kiel), Dr. Marcus (Jena), Prof. Meisenheimer (Jena), Frau Dr. Moser (Berlin), Dr. K. Müller (Kiel), Dr. Neubauer (Krosigh), Dr. Nieden (Berlin), Dr. Pappenheim (Berlin), Prof. Pintner (Wien), Prof. Plate (Jena), Dr. Popofsky (Magdeburg), Prof. Pütter (Bonn), Prof. Reibisch (Kiel), Prof. Rhumbler (Münden), Prof. Roux (Halle), Dr. Sachse (Leipzig), Dr. P. Sarasin (Basel), Dr. Schaxel (Jena), Dr. Schellack (Berlin-Gr. Lichterfelde), Prof. Schuberg (Berlin-Gr. Lichterfelde), Prof. Simroth (Leipzig), Prof. Spengel (Gießen), Dr. Steche (Leipzig), Prof. zur Strassen (Frankfurt a. M.), Dr. Strodtmann (Wilhelmsburg), Prof. Taschenberg (Halle), Dr. Thesing (Leipzig), Prof. Tornier (Berlin), Prof. Vanhöffen (Berlin), Prof. Versluys (Gießen), Dr. Weber (Cassel), F. Winter (Frankfurt a. M.), Dr. Woltersdorf (Magdeburg), Dr. Wülker (München), Prof. Ziegler (Stuttgart).

Gäste: Dr. Bath (Halle), stud. Bindewald (Halle), Prof. Disselhorst (Halle), Frau Ehrmann (Leipzig), Prof. Eisler (Halle), stud. Gerschler (Leipzig), stud. Geyer (Leipzig), stud. Giese (Halle), cand. Harnisch (Halle), Prof. Heck (Berlin), stud. Hermann (Halle), Frau H. Heymons (Berlin), stud. Hirsch (Berlin), stud. Honigmann (Halle), Dr. Huth (Berlin), Dr. Jaffé (Berlin), stud. Kaiser (Halle), Prof. Karsten (Halle), Lehrer Kern (Halle), Dr. Klatt (Berlin), stud. Kniesche (Halle), Stadtrat Köcher (Halle), stud. Krafft (Halle), v. Lengerken (Berlin), stud. Martin (Leipzig), Universitätskurator Meyer (Halle), Dr. S. Morita (Halle), Dr. Mortensen (Kopenhagen), stud. H. L. Müller (Leipzig), stud. Nuss (Halle), stud. Pernitzsch (Halle), Dr. Pringsheim (Halle), Dr. Ramme (Berlin), Dr. v. Scharfenberg (Leipzig), Prof. Schmidt-Rimpler (Halle), stud. Schneider (Leipzig), Dr. Schulze (Berlin), stud. Seifert (Halle), Frl. G. Simroth (Leipzig), Frau K. Simroth (Leipzig), stud. Spöttel (Halle), Dr. Staudinger (Halle), Frl. A. Springer (Neu-Mexico), stud. Strecker (Halle), stud. Tänzer (Halle), Frau Dr. Thesing (Leipzig), stud. Tobias (Halle), stud. v. Ubisch (Würzburg), Rektor Prof. Dr. Veit (Halle), Dr. Veit (Marburg).

Tagesordnung,

zugleich eine Übersicht über den Verlauf der Versammlung.

Montag, den 27. Mai, $6^1/_2$ Uhr: Vorstandssitzung.

8 Uhr: Begrüßung und gesellige Zusammenkunft der Teilnehmer im Hotel Kaiser Wilhelm, Bernburger Straße.

Dienstag, den 28. Mai, 9—$12^1/_2$ Uhr: Erste Sitzung.

1. Eröffnung der Versammlung durch den Herrn Vorsitzenden.
2. Begrüßung durch Seine Magnifizenz Herrn Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Veit im Namen der Universität.
3. Begrüßung durch Herrn Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Schmidt-Rimpler im Namen der Stadt.
4. Begrüßung durch Herrn Prof. Dr. Haecker.
5. Begrüßung durch Herrn Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Roux.
6. Geschäftsbericht des Schriftführers.
7. Wahl der Revisoren.
8. Referat des Herrn Prof. Lohmann: Die Probleme der modernen Planktonforschung.
9. Vorträge der Herren Dr. Teichmann und Prof. Simroth.

Nachmittags, 3—5 Uhr: Zweite Sitzung.

1. Vorträge der Herren Dr. Schaxel, Dr. Schellack, Prof. Gebhardt.

2. Besichtigung des Haustiergartens des Landwirtschaftlichen Instituts unter Führung des Herrn Prof. v. Nathusius. Nachher: Saalefahrt und Zusammenkunft in der Bergschänke.

Mittwoch, den 29. Mai, 9—1 Uhr: Dritte Sitzung.

1. Geschäftliche Mitteilungen.
2. Bericht der Herausgebers des „Tierreichs", Prof. Dr. F. E. Schulze.
3. Bericht des Delegierten der D. Zool. Ges., Herrn Prof. Dr. Kraepelin über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911.
4. Beratung über den Antrag des Herrn Prof. Braun, für den „Nomenklator" 3000 M. zu bewilligen.
5. Wahl des nächsten Versammlungsorts.
6. Beratung über das Prioritätsgesetz.
7. Vorträge der Herren Dr. Hempelmann, Prof. Ziegler und Prof. Heider.

Nachmittags, 3—5 Uhr: Vierte Sitzung.

1. Vorträge der Herren Dr. Baltzer, Prof. Spengel, Dr. Steche, Dr. Hanitzsch, Prof. Hartmann.
2. Demonstrationen der Herren Prof. Roux, Spengel, Dr. Baltzer, Prof. F. E. Schulze, Prof. Schuberg und Prof. Heider.
3. Besichtigung des Zoologischen Gartens unter Führung des Direktors Herrn Dr. Staudinger.

Abends Zusammenkunft im Restaurant Wittekind.

Donnerstag, den 30. Mai, 9—1 Uhr: Fünfte Sitzung.

1. Bericht der Rechnungsrevisoren.
2. Vorträge der Herren Prof. Spengel, Prof. Haecker, Frau Dr. Moser, Prof. Klunzinger, Dr. Erhard, Dr. Huth, Prof. Jaekel, Prof. Scupin, Dr. Mortensen.
3. Demonstrationen der Herren Prof. Haecker, Dr. Huth, Prof. Gebhardt, Prof. Goldschmidt und Dr. Erhard.

Nachmittags, 3 Uhr: Besichtigung des Botanischen Gartens unter Führung des Herrn Prof. Karsten.

Um 6 Uhr: Gemeinschaftliches Essen in der Loge zu den drei Degen.

Freitag, den 31. Mai: Ausflug nach Kösen und der Rudelsburg über Naunburg und Schulpforta.

Die erste Sitzung wurde im Auditorium maximum der Universität, die andern im Zoologischen Institut abgehalten.

Erste Sitzung.

Dienstag, den 28. Mai, 9—12½ Uhr.

Der Sitzung wohnten der Kurator der Universität Herr Geh. Ober-Regierungsrat Meyer, der Rektor der Universität Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Veit, der Stadtverordnetenvorsteher Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Schmidt-Rimpler und Herr Stadtrat Köcher bei.

Der Vorsitzende Herr Prof. Korschelt eröffnete die Sitzung mit folgender Ansprache:

Hochverehrte Anwesende!

Die 22. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft sei damit eröffnet, daß ich Ihnen, die Sie zum Teil von recht weit her zu unserer Tagung herbeieilten, herzliche Grüße entbiete und Ihnen für Ihr Erscheinen danke. Die stattliche Zahl, in der Sie sich hier zusammenfanden, bürgt für den guten Verlauf der diesjährigen Versammlung.

Im Brennpunkt unseres Interesses stehen während dieser Tage die wissenschaftlichen Darbietungen, Vorträge und Demonstrationen, die in beträchtlicher Zahl angemeldet sind, seitdem aber durch weitere im Programm noch nicht enthaltene Vorträge vermehrt wurden. Da sie recht verschiedenartige Gegenstände behandeln, so dürfte schon hierdurch reiche Anregung gegeben und damit für die weitere Veranlassung unseres Zusammenseins, den persönlichen Verkehr und die gegenseitige Aussprache eine günstige Unterlage geschaffen sein. So denke ich, werden die Erwartungen, welche wir an den Verlauf der Tagung stellen, nach verschiedenen Richtungen ihre Befriedigung finden.

Übrigens werden wir uns diesmal noch mit anderen, nicht unwichtigen Fragen, nämlich mit denen der zoologischen Nomenklatur und dem Prioritätsgesetz zu beschäftigen haben, die für die Gesamtheit der Zoologen von Bedeutung sind und manchem einzelnen von uns des öfteren rechte Kümmernisse bereiteten. Schon wiederholt waren wir genötigt, diesen zumeist recht unerfreulich erscheinenden Dingen auf den Kongressen unsere Aufmerksamkeit zu widmen, und es dürfte allgemein bekannt sein, um welche verwickelten Fragen es sich dabei handelt. Hoffen wir, daß unsere Tagung dazu beitragen wird, die recht schwierige Materie einer für die Ordnung in unserer Wissenschaft erfreulichen Klärung entgegenzuführen, und ich darf die dringende Bitte an die Mitglieder der Gesellschaft

richten, sich diesen von vornherein nicht besonders vorführerischen Beratungen nicht entziehen, sondern vielmehr sich recht eifrig daran beteiligen zu wollen.

Von der bevorstehenden Tagung wendet sich der Blick unwillkürlich zurück auf diejenige des vergangenen Jahres. Die äußeren Verhältnisse, unter denen sich die vorjährige Versammlung vollzog, waren von denen der heutigen denkbar verschieden. Dort in Basel, beinahe an der Grenze deutschen Landes, außerhalb des Reichsgebietes und doch im Bereich ältester deutscher Kultur und in dem einer seit etwa 4 $^1/_2$ Jahrhunderten bestehenden, wenn auch nur kleineren, so doch altberühmten Universität, hier im Herzen unseres Vaterlandes und unter dem Schutz der auf diesem Boden zwar noch neueren Hochschule, die aber den ihr beigesellten Namen der Reformationsuniversität stets mit Recht geführt und hoch in Ehren gehalten hat. Daß sie dies auch auf unserem Gebiet tut und die Traditionen der älteren, berühmten Schwester bewahrt, zeigen die Namen der an ihr tätig gewesenen und noch wirkenden Gelehrten.

Recht lehrreich erscheint in letzterer Beziehung ein Blick auf diejenige Anstalt, in welcher sich während des kurzbemessenen hiesigen Aufenthalts unsere Haupttätigkeit abspielen wird. Die Männer, welche während der letzten drei Jahrzehnte am Zoologischen und dem ihm verwandten Anatomischen Institut der Universität Halle lehrten, erläutern in höchst anschaulicher Weise den Gang, welchen unsere Wissenschaft im vergangenen und zu Anfang dieses Jahrhunderts eingeschlagen hat.

Bis zum Beginn der achtziger Jahre sehen wir in Giebel und Taschenberg Vertreter der fast rein systematischen Richtung hier wirken und diese in recht entschiedener Weise vertreten. Abgelöst wurde sie erst spät durch die anderwärts bereits in voller Blüte stehende morphologische Richtung, und zwar durch einen so ausgezeichneten Vertreter wie unseren, nicht nur aus seinen vorbildlich exakten Untersuchungen auf dem Gebiete der Sinnesorgane rühmlichst bekannten und geschätzten Kollegen Grenacher, den heute nicht unter uns sehen zu können, wir aufrichtig bedauern und dem unsere Grüße zu entbieten ich Ihre Ermächtigung erbitte.

Geradezu vorschriftsmäßig, möchte ich sagen, und wie es dem von der wissenschaftlichen Zoologie eingeschlagenen Gang entspricht, folgte, als Grenacher vor einigen Jahren sein Amt niederlegte, auf ihn ein so ausgesprochener Vertreter der Zellen- und Vererbungslehre und gleichzeitig der experimentell biologischen Richtung, wie

wir ihn in dem jetzigen Leiter des Zoologischen Instituts, unserem verehrten, eigentlichen Gastgeber kennen und von ihm gewiß noch bedeutende Förderungen dieses interessanten und wichtigen Gebiets zu erwarten haben. Damit aber auch die modernste, seit den letzten zwei Jahrzehnten ihre Triumphe feiernde Richtung unserer Wissenschaft nicht fehlte, trat Wilh. Roux in den Kreis der hier lehrenden Biologen ein und förderte als gefeierter Begründer der Entwicklungsmechanik und beherrschender Vertreter der experimentellen Morphologie diesen Zweig unserer Wissenschaft in der von ihm bekannten energischen Weise.

So repräsentieren die genannten Forscher, von denen wir glücklicherweise nicht weniger als drei zu den unsrigen zählen dürfen, ein lebendiges Bild der wichtigsten Phasen unserer Wissenschaft.

Bei dem Streben nach neuen Forschungsbahnen und im Kampf zur Durchsetzung des als richtig Erkannten kommt es, wie auch sonst im Leben, leicht dazu, daß die Vertreter der neueren Richtung geneigt sind, mit einer gewissen Überhebung auf diejenigen der älteren herabzublicken. Wie sich das hier gestaltet hat, entzieht sich meiner Kenntnis, nur sollte man im allgemeinen nicht vergessen, daß die höher eingeschätzte neue Lehre ohne die von der älteren Richtung geschaffene Grundlage vielfach nicht denkbar ist und daß die eine durch die andere Richtung Förderung erfährt, häufig allerdings ohne es zu wünschen und sich dessen bewußt zu sein. Jeder aber sollte auf dem von ihm bearbeiteten Gebiet bedacht sein, das Ganze zu fördern, und sind es naturgemäß zumeist nur kleine Bausteine, die dem Gebäude der Wissenschaft angefügt werden, so tragen sie doch zum Wachstum und zur Ausgestaltung des ganzen Baues bei. So gebe ich denn der Hoffnung Ausdruck, daß auch unsere diesjährige Tagung der durch uns vertretenen Wissenschaft von Nutzen sein, den einzelnen Teilnehmern aber Anerkennung ihrer bisherigen Tätigkeit und Anregung zu weiterem Schaffen bringen möge.

Dann begrüßte Seine Magnifizenz der Rektor Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Veit im Namen der Universität und der Stadtverordnetenvorsteher Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Schmidt-Rimpler im Namen der Stadt die Gesellschaft.

Herr Prof. Hacker hielt alsdann folgende Ansprache:

Meine sehr geehrten Herren Kollegen!

Im Namen der hiesigen Zoologen und Fachnachbarn heiße ich Sie herzlich willkommen. Wir hoffen, daß Sie sich in Halle behaglich fühlen mögen und daß Sie außer dem Gewinn an wissenschaftlichen Anregungen und freundlichen persönlichen Beziehungen, welche solche engere Vereinigungen, wie der Deutsche Zoologentag, in reichem Maße zu bringen pflegen, auch einige angenehme Erinnerungen an die Saalestadt und ihre Umgebung mit nach Hause nehmen.

Als ich vor 4 Jahren die Ehre hatte, Sie in Stuttgart zu begrüßen, mußte ich darauf hinweisen, daß die Räume, welche damals in Stuttgart der Zoologie gewidmet waren, ein gewisses historisches Interesse beanspruchen: konnten sie doch den jungen Herren Kollegen den Status vor Augen führen, auf welchem sich vor etwa 100 Jahren im allgemeinen die zoologischen Institute der deutschen Universitäten befanden.

Die Geschichte der Halleschen Zoologie bietet in anderer Hinsicht ein historisches Interesse: nicht bloß, weil hier in einer typischen Weise die Herausarbeitung der Zoologie als einer selbständigen Wissenschaft mit selbständigen Vertretern, Hilfsmitteln und Räumlichkeiten zu verfolgen ist, sondern weil bei der Aufzählung der Ereignisse und Persönlichkeiten an Ihrem Gedächtnis eine verhältnismäßig große Zahl von wohlbekannten Namen vorbeiziehen wird. Freunde der Wissenschaftsgeschichte, deren es ja auch in unseren Reihen eine ganze Anzahl gibt, darf ich vielleicht gleich hier auf die zoologische Chronik hinweisen, welche Kollege Taschenberg anläßlich des zweihundertjährigen Universitätsjubiläums geschrieben hat und der ich die meisten meiner Daten entnommen habe[1]).

In dem ersten Jahrhundert nach der Gründung der Universität Halle (1694), also im achtzehnten Jahrhundert, ist die Zoologie von Medizinern, Philosophen und einmal sogar von einem Juristen teils als Nebenfach, teils als Liebhaberei betrieben und in Vorlesungen behandelt worden. Erwähnt sei nur der berühmte Mathematiker und Philosoph Christian Wolf, der bekannte Vertreter der Leibnizschen Philosophie, der in den ersten Jahrzehnten des achtzehnten Jahrhunderts in seinem Collegium experimentale mikroskopische Süßwasserorganismen, Spermatozoen und dergleichen vorgeführt hat. Etwas später (1759) wurde an der hiesigen Universität eine der berühmtesten Dissertationen auf biologischem Gebiete verfaßt: die

[1]) O. Taschenberg, Geschichte der Zoologie und der zoologischen Sammlungen an der Universität Halle 1694—1894. Abh. Naturf. Ges. Halle, Bd. 20, 1894

Theoria generationis des Mediziners Caspar Friedrich Wolff, des Begründers der epigenetischen Schule.

Ein Lehrstuhl für Naturgeschichte, einschließlich der Zoologie, wurde in der philosophischen Fakultät erstmals 1769 eingerichtet und dem Mediziner Goldhagen übertragen. Sein privates Naturalienkabinett wurde angekauft und bildete den Grundstock der zoologischen und mineralogischen Universitätssammlungen. Noch zu Lebzeiten Goldhagen's wurde ein zweites Ordinariat für Naturgeschichte dem berühmten Forschungsreisenden Johann Reinhold Forster, dem Begleiter Cook's auf dessen großer antarktischer Reise (1772—1775), übertragen, hauptsächlich, um dem stellenlosen Manne zu helfen und durch den Glanz seines Namens der Universität zu nützen. Die Lehrtätigkeit Forster's scheint wenig erfolgreich gewesen zu sein, aber der temperamentvolle, selbstbewußte und freimütige Mann war zweifellos eine der bedeutendsten Persönlichkeiten, welche am Ende des achtzehnten Jahrhunderts in Halle gewirkt haben. Er starb im Jahre 1798.

Wieder folgte eine Art Interimszeit, in welcher die Naturgeschichte und insbesondere die Zoologie nicht in einer Hand konzentriert war, sondern zum Teil mehr im Nebenamt von verschiedenen Mitgliedern der philosophischen und der medizinischen Fakultät vertreten wurde. Unter diesen dürften Ihr Interesse wecken der Botaniker Kurt Sprengel und die Anatomen Ludw. Friedr. Froriep und Joh. Friedr. Meckel, von denen der letztere während der Franzosenzeit auch Direktor des Naturalienkabinetts gewesen ist.

Im Jahre 1815 wurde dann Christian Ludw. Nitzsch, der bei der Vereinigung der Universitäten Wittenberg und Halle hierher übergesiedelt war, zum Professor der Naturgeschichte ernannt, und damit kam der erste reine Zoologe in Halle auf einen ordentlichen Lehrstuhl der philosophischen Fakultät. Nitzsch hat sich, wie bekannt, hauptsächlich mit Parasiten (Entozoen und Epizoen) und mit der Anatomie der Vögel beschäftigt, und sein Name ist weiten Kreisen dadurch geläufig, daß er für Naumann's Naturgeschichte der Vögel die anatomischen Gruppenbeschreibungen verfaßt hat. Daneben hat er sich, Organisator und Ausstopfer in einer Person, um den Ausbau der Sammlung verdient gemacht, welche aus dem Goldhagen'schen Naturalienkabinett hervorgegangen war und nach mehrfachem Wechsel der Unterkunft im oberen Stockwerk des Universitätsgebäudes neben den Universitätskarzern Platz gefunden hatte. Eine Art Ergänzung fanden seine Vorlesungen in denjenigen des Entomologen und Paläontologen Germar, der im Jahre 1817 zum Professor der Mineralogie ernannt wurde.

Als Nachfolger von Nitzsch wurde 1837 Hermann Burmeister berufen, ein Mann, der als ausgezeichneter Lehrer und vortrefflicher Systematiker in gleich hohem Ansehen stand und durch seine reiche Begabung und die Kraft seiner Persönlichkeit, aber auch durch manche Eigenarten des Charakters während seiner ganzen Wirksamkeit von sich reden machte. Seine Berühmtheit wurde besonders befestigt durch die beiden Sammel- und Forschungsreisen, die er, von Krone und Staat reichlich unterstützt, nach Südamerika ausführte, sein Andenken ist aber weniger günstig beeinflußt worden durch die Art, wie er im Jahre 1861 den Bruch mit seiner Heimat herbeiführte. Er starb im Alter von 85 Jahren als Direktor des Museo publico in Buenos Aires. Bei dem Ausbau der Sammlung, insbesondere ihrer entomologischen Abteilung, hat Burmeister in Ernst Taschenberg Vater, der im Jahre 1855 mit dem Titel eines Inspektors angestellt wurde, einen unermüdlichen, namentlich um die Entwicklung der praktischen Entomologie hochverdienten Arbeitsgenossen gefunden. Außerdem haben zu Burmeister's Zeit vor allem noch die Anatomen Ed. d'Alton der Jüngere, der Nachfolger Johann Friedrich Meckel's, und Max Schultze, dieser als Extraordinarius für Anatomie (1854—59), auf zoologischem und speziell vergleichend-anatomischem Gebiete gearbeitet und Vorlesungen gehalten.

Auf die dringende Empfehlung Burmeister's hin, welcher seine Sammlungen keinem Vertreter der inzwischen in Blüte gekommenen morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Richtung überlassen wissen wollte, wurde im Jahre 1862 Giebel zum ordentlichen Professor der Zoologie ernannt (nachdem dieser schon während Burmeister's Reise dessen Vorlesungen übernommen hatte). Dieser außerordentlich arbeitsreiche Mann hat sich besonders Verdienste um die Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse erworben, wie er denn auch der heutigen Zoologie hauptsächlich als Redakteur der Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften bekannt sein dürfte. Mit ihm zusammen wirkten Ernst Taschenberg Vater und Otto Taschenberg Sohn, welche, ersterer 1871, letzterer 1888 zu außerordentlichen Professoren ernannt wurden. Durch ihre hingebende Arbeit am Ausbau der Sammlung und im Unterricht und durch ihre wissenschaftliche Tätigkeit sind in dieser Periode manche Einseitigkeiten, welche der Persönlichkeit und dem Wirken Giebel's anhafteten, weniger fühlbar gemacht worden.

Als Nachfolger Giebel's wurde 1881 Hermann Grenacher von Rostock nach Halle berufen. Mit Überwindung der verschiedensten Schwierigkeiten ist es Grenacher in zielbewußter, weitschauender

und im wahren Sinne des Wortes aufopferungsvoller Arbeit gelungen, der Zoologie innerhalb weniger Jahre ein wirkliches Heim zu schaffen. Schon im Jahre 1886 konnte die ehemalige medizinisch-chirurgische Klinik am Domplatz, nachdem sie nach Möglichkeit den Bedürfnissen der zoologischen Unterrichts- und Forschungstätigkeit angepaßt worden war, bezogen werden, und so waren für die Zoologie die Grundbedingungen einer gedeihlichen Entfaltung, Raum und Licht, geschaffen, namentlich nachdem die anfängliche Mitinhaberin des Gebäudes, die Leopoldina, ein neues Quartier gefunden hatte. Auch ein für die damalige Zeit sehr beträchtliches Instrumentarium konnte beschafft und die durch mehrere wertvolle Ankäufe und Schenkungen vergrößerte Sammlung nach verschiedenen Richtungen hin ausgebaut werden. So war das zoologische Institut in Halle nicht unvorbereitet, als sich in den letzten Jahren an allen deutschen Hochschulen ein vermehrter Zudrang zum naturwissenschaftlichen Studium bemerkbar machte, und speziell hier in Halle außer den naturwissenschaftlichen Lehramtskandidaten noch eine zweite Kategorie der Hörerschaft, die Studierenden der Landwirtschaft, ein außerordentlich reges und rühmenswertes Interesse für die allgemeinen biologischen Probleme zu bekunden begannen.

Diesen veränderten Verhältnissen und vermehrten Bedürfnissen ist, wie der Nachfolger Grenacher's mit Dankbarkeit bekennen möchte, in den letzten Jahren von seiten der Behörde in vollem Umfang Rechnung getragen worden, und dem Entgegenkommen und der fortdauernden Unterstützung des Ministeriums und des Herrn Universitätskurators verdanken wir es, daß die Entwicklung des Instituts nicht stehen geblieben ist und daß von unsern zahlreichen Wünschen einer nach dem andern in das Stadium der Erfüllbarkeit und Erfüllung tritt.

Wenn Sie daher, hochgeehrte Herrn Kollegen, heute Nachmittag und an den folgenden Tagen in unserem Institute Ihre Sitzungen abhalten wollen, so werden Sie vieles Fertige und Ihres Interesses Werte finden, was wir als Erbstück von den vorangegangenen Generationen übernommen haben, es wird Ihnen aber auch, neben manchen Lücken und Unvollkommenheiten, die Ihnen nicht verborgen bleiben, einiges Neue und Werdende entgegentreten. So heißen wir Sie denn nochmals herzlich willkommen und hoffen, daß unsere Räume und Einrichtungen den Anforderungen des Zoologentags einigermaßen genügen mögen.

Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. W. Roux richtete darauf folgende Worte an die Versammlung:

Verehrte Anwesende!

Gestatten Sie mir, als dem hiesigen Vertreter des jüngsten Zweiges der Zoologie, einige Worte an Sie zu richten.

Die Zoologie ist eine der ältesten Wissenschaften. Es wäre daher nur natürlich, wenn sie altersschwach und unproduktiv wäre. Statt dessen sehen wir sie an Zahl ihrer Vertreter wachsen und in ihren Leistungen blühen und reiche neue Früchte treiben. Wie ist das möglich?

Der älteste Ast der Pflege der Zoologie, die Beschreibung des sichtbaren Seins und Geschehens der Lebewesen nähert sich wohl allmählich ihrer Vollendung, ohne sie jedoch schon erreicht zu haben; damit würde auch die alte rein deskriptive Systematik bald zu ihrem Ende gelangen. Aber an deren Stelle ist bereits auf Grund der Deszendenzlehre die neue genetische Systematik getreten, die als eine kausale Wissenschaft, wie jede kausale Wissenschaft nie zu Ende kommen, nie ihre Aufgaben erschöpfen kann, denn jede Erkenntnis von Ursachen gebiert die Frage nach den Ursachen dieser Ursachen, nach den Faktoren dieser Faktoren. Es sind dazu in den letzten Dezennien noch neue Zweige gekommen: Die vergleichende Physiologie und die „Biologie“ im engeren Sinne der Erforschung der Wirkung der Lebensumstände auf die Gestaltung und Struktur der Lebewesen und der Wirkung der Lebewesen aufeinander.

Als jüngster Zweig entstand die Entwicklungsmechanik der Lebewesen, die Lehre von den Faktoren der organischen Gestaltungen und von den Wirkungsweisen und Wirkungsgrößen dieser Faktoren. Das betrifft drei große Teile: die kausale Lehre der phylogenetischen Entstehung und der noch jetzt möglichen Umbildungen der Organismen, ferner die Ursachen der Vererbung und die Faktoren der individuellen Entwicklung, besonders aus dem Ei. Letztere Forschung stellt die Entwicklungsmechanik im engeren Sinne dar.

Alle diese drei Teile wollen Unsichtbares erforschen; denn alles primäre Wirken ist unsichtbar und die Faktoren des organischen Gestaltens sind meist unsichtbar klein. Das sichtbare Gestaltungsgeschehen integriert sich erst aus dem primären unsichtbaren Geschehen.

Wir können dies Unsichtbare nur mit Hilfe des Experimentes, und zwar des kausalanalytischen Experimentes erforschen, können es nur erschließen.

Von gegnerischer Seite hat man aber eingewandt, es würden sich dadurch die letzten Ursachen nicht gewinnen lassen. Das glaube ich auch; die letzten Faktoren werden wir bei keinem Geschehen ermitteln. Das ist aber kein Grund, auf die ursächliche Forschung zu verzichten. Man sagt ferner, es würde uns gehen, wie den Physikern, die trotz Jahrhunderte langer experimenteller Arbeit das Wesen des Lichtes nicht zu ermitteln vermocht hätten. Früher galt die Emanationstheorie, dann herrschte über hundert Jahre als ganz gesichert die Wellentheorie, und jetzt ist man in der Elektronentheorie wieder zu einer Art Emanationstheorie zurückgelangt. Wenn nun diese Alternative vielleicht auch jetzt noch nicht einmal sicher entschieden ist, so muß ich doch sagen: Wir Biologen werden sehr froh sein, wenn wir in der Erforschung des gestaltenden Lebensgeschehens bis zu Alternativen zwischen so einfachen Wirkungsweisen gelangt sein werden. Man hat ferner gesagt, die Entwicklungsmechanik würde bald abgewirtschaftet haben, denn es wären bald alle Eier angestochen und angeschnitten, und dann wäre sie fertig; andererseits auch, sie wäre eine Störung des ruhigen Ganges der Zoologie, und wenn sie hochkäme, würde sie das Ende der Biologie bedeuten.

Diejenigen Autoren, die in dieser Weise urteilen, stehen in ihrer Einsicht nicht ganz auf der Höhe unseres Programmes.

Kommen wir auf unsere eingangs gestellte Frage zurück, so erkennen wir:

Die Zoologie hat sich dadurch jung erhalten, sich geradezu verjüngt, daß sie neue Gedanken produziert und aufgenommen, und sie mit Sorgfalt, Fleiß und Scharfsinn bearbeitet hat. Möge das immer so bleiben. Zum Schluß möchte ich noch meiner Freude darüber Ausdruck geben, daß unter den zahlreichen anwesenden Vertretern der Zoologie auch eine Anzahl hervorragender Vertreter der Entwicklungsmechanik und auch viele junge Vertreter derselben, welche die Zukunft der deutschen Entwicklungsmechanik darstellen, sich finden. Und ich möchte ferner den Wunsch und die Hoffnung aussprechen, daß die Vertreter aller der verschiedenen Richtungen immer friedlich zusammen wirken, sich dadurch gegenseitig fördern mögen. Das wird auch ein Mittel sein, die Zoologie jung zu erhalten.

Nachdem der Vorsitzende für die Begrüßungen den Dank der Gesellschaft ausgesprochen hatte, verlas der Schriftführer den

Geschäftsbericht.

Die 21. Jahresversammlung fand vom 6. bis 9. Juni 1911 unter der Leitung des ersten Vorsitzenden, des Herrn Prof. Dr. Zschokke, in der zoologischen Anstalt in Basel statt. Sie war von 69 Mitgliedern und 37 Gästen besucht. Ein Ausflug nach der Frohburg und Aarau schloß sich der Tagung an.

Der Bericht über die Verhandlungen der 20. und 21. Jahresversammlung wurde Anfang August ausgegeben.

Am 1. Januar 1912 fand in Basel die Wahl des neuen Vorstandes statt. Herr Prof. Korschelt wurde zum ersten, die Herren Prof. Zschokke, Boveri und Heider zu stellvertretenden Vorsitzenden und Herr Prof. Brauer zum Schriftführer gewählt.

Die Zahl der Mitglieder betrug am 1. April 1911 285 gegen 282 im Jahre 1910. Es sind 13 ausgeschieden, dafür 20 neu eingetreten, so daß die Mitgliederzahl am 1. April d. J. 292 (289 ordentliche und 3 außerordentliche) beträgt.

Entsprechend dem Beschluß der Gesellschaft ist der Bericht des Vorstandes über die Mängel des Literaturverzeichnisses im „Zoologischen Anzeiger“ und die Vorschläge zu ihrer Beseitigung der Verlagsbuchhandlung W. Engelmann und dem Herausgeber Herrn Dr. Field übersandt. Da aber nur die erstere geantwortet hat, der letztere nicht, so hatten die von der Gesellschaft bestimmten Mitglieder keine Veranlassung, mit beiden in Beziehung zu treten und bei der Regelung der Angelegenheit mitzuarbeiten.

Die Sammlungen des deutschen Subkomitees für das Anton-Dohrn-Denkmal und die Anton-Dohrn-Stiftung haben die Summe von 17261 Mk. ergeben.

Als ein für die deutsche Zoologie sehr erfreuliches Ereignis ist die Übernahme der Zoologischen Station des früheren Berliner Aquariums in Rovigno durch die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zu verzeichnen.

Der Rechenschaftsbericht schließt in folgender Weise ab:

Einnahmen	4984,84	M.
Ausgaben	3425,54	„
bleibt Kassenvorrat	1559,30	M.
Hierzu kommen:		
Ausstehende Mitgliederbeiträge	180,00	„
Wertpapiere (Deutsche Reichsanleihe)	11600,00	„
Also Gesamtvermögen	13339,30	M.

Ich bitte den Bericht durch zwei Revisoren prüfen zu lassen und mir Entlastung erteilen zu wollen.

Zu Revisoren wurden die Herren Prof. Meisenheimer und F. Winter gewählt.

Referat des Herrn Prof. Lohmann (Kiel):

Die Probleme der modernen Planktonforschung.

Hochgeehrte Versammlung!

Das Thema, über das ich heute sprechen will, lautet: „Die Probleme der modernen Planktonforschung.“ Bei dem Umfange dieser Aufgabe und der Kürze der Zeit muß ich voraussetzen, daß Ihnen im allgemeinen bekannt ist, was unter Plankton zu verstehen ist, und ich will mich daher einleitend nur auf wenige allgemeine Bemerkungen beschränken, um die Bedeutung der Planktonforschung und ihrer Probleme klar herauszustellen und den allgemeinen Standpunkt zu kennzeichnen, von dem aus ich das Thema behandeln werde.

Nach Hensen[38] haben wir unter Plankton alle jene Organismen zusammenzufassen, welche willenlos[1]) treibend im Meer oder Süß-

[1]) Das Wort „willenlos“ bedarf noch einer näheren Definition, da es sonst zu Mißverständnissen führen kann. Selbstverständlich sind alle mit besonderen Bewegungsorganen versehenen Planktonorganismen, also z. B. die Peridineen unter den Pflanzen und die Copepoden unter den Tieren nicht in dem Sinne willenlos, daß sie einfach leblosen, schwebenden Körpern gleichgestellt werden könnten und also in allen ihren Bewegungen passiv bestimmt wären. Jede Beobachtung lebender Individuen von Ceratium oder Oithona zeigt das Gegenteil. Aber die aktiven, vom Organismus selbst bestimmten Bewegungen sind gegenüber den Bewegungen, denen das Wasser, in dem sie leben und sich bewegen, unterworfen ist, wie z. B. der Rotationsbewegung des Seeganges, der Gezeitenbewegung, der Vertikal- und Horizontalzirkulation gegenüber, so völlig bedeutungslos und machtlos, daß ihnen gegenüber allerdings die Planktonorganismen als einfach passiv treibende Körper betrachtet werden müssen. Anders ist es dagegen bei einem großen Teil der Cephalopoden sowie bei allen Seewirbeltieren, deren Wanderungen diesen Bewegungen des Mediums nicht passiv unterworfen sind, sondern ganz unabhängig von ihnen erfolgen können. Daß die Wanderungen dieser Nectonten im einzelnen vielfach den Meeresströmungen folgen, hängt mit Ernährungs-, Temperatur- und Salzgehaltsverhältnissen zusammen, die durch sie bedingt werden und für die Nectonten von Bedeutung werden. Diese Abhängigkeit ist also keine unmittelbare, sondern eine durch die Sinne der Tiere vermittelte.

wasser ihr Leben führen. Ihr Wohnort ist die gesamte Wassermasse, welche unsere Hydrosphäre bildet. In der Atmosphäre, dem zweiten großen Lebensgebiete unserer Erde, ist das Luftmeer selbst keine Wohnstätte lebender Wesen geworden; es dient nur als Verkehrsweg für fliegende Organismen oder leichte, von den Luftströmungen vorübergehend fortgeführte Keime; der Boden allein erzeugt und ernährt Leben, soweit nicht Kälte oder Hitze mit der Fortnahme des tropfbar flüssigen Wassers aus dem Boden und der Luft auch hier die Möglichkeit jedes aktiven Lebens auf weiten Flächen der Polargebiete, des Hochgebirges und der Fels- und Sandwüsten zerstört. Die Hydrosphäre hingegen ist, soweit sie die großen Ozeanbecken erfüllt, nirgends von Leben entblößt; in den eisbedeckten Polarmeeren wie in den warmen Meeren der Tropen ist die ganze gewaltige Wassermasse von der Oberfläche bis zum Boden dauernd von Organismen bewohnt und nur auf dem Lande, das sie mit einem dichten Geäder von Seen, Teichen, Bächen, Flüssen und Strömen bedeckt, setzen Frost und Hitze auch ihrem Leben Grenzen. Das Wohngebiet des Planktons ist also das gewaltigste Wohngebiet, das unsere Erde entwickelt hat. Dem nur flächenhaft entwickelten Lebensraum des Landes steht der nach allen drei Dimensionen des Raumes sich ausdehnende Lebensraum des Planktons gegenüber. Da nun die Fläche des Ozeans schon die Grundfläche des Landes um mehr als das Doppelte übertrifft und die Mächtigkeit der Wassermasse des Weltmeeres durchschnittlich nicht weniger als $3\,^1/_2$ Kilometer beträgt, so ist das Übergewicht dieses Wohngebietes ein ganz ungeheures.

Es ist aber keineswegs dieses räumliche Übergewicht allein, welches die Bedeutung des Planktons begründet, sondern vor allem der Umstand, daß das Plankton eine in sich geschlossene und daher selbständige Lebensgemeinschaft bildet, von der zwar alle anderen Lebensgemeinschaften zehren, die aber selbst vollständig für sich zu leben imstande ist. Die Planktonpflanzen bilden die Produzenten, welche, die Energiequellen des Mediums ausnutzend, neue lebendige Substanz aufbauen und so die Nahrung für die Planktontiere schaffen. Die Planktonbakterien aber führen die Stoffwechselprodukte von Pflanzen und Tieren und deren abgestorbenen Körper wieder in anorganische Pflanzennahrung über. Man kann daher von biologischem Standpunkte aus, auch jene als Produzenten, diese als Konsumenten und die Bakterien als Reduzenten bezeichnen. So wird von den Planktonorganismen ein vollständiger Kreislauf des Lebens gebildet und die Produktion

an Nährstoffen, die die Planktonpflanzen Jahr für Jahr leisten, ist so enorm, daß von ihnen auch alle anderen Lebensgemeinschaften des Meeres abhängig sind. So führt also das räumliche Übergewicht notwendig auch zu einer absoluten biologischen Herrschaft, und wegen dieser zentralen Stellung des Planktons im Lebenshaushalte der Hydrosphäre ist die Erforschung gerade dieser Organismenwelt von so hervorragender Bedeutung für die Biologie. Denn im Gegensatz zur Atmosphäre, die nur eine bodenständige Organismenwelt hat ausbilden können, da das Luftmeer als solches den Pflanzen nur CO_2 bieten kann, an allen anderen Pflanzennährstoffen[1]) aber viel zu arm ist, sind in der Hydrosphäre alle Gebiete von Leben bewohnt, da das Wasser überall gelöst die für die Pflanze notwendigen Nahrungsstoffe enthält und mit Recht als eine verdünnte Pflanzennährlösung bezeichnet werden kann. Daher haben wir in jedem Teile der Hydrosphäre eine bodenständige und eine vom Substrat unabhängige Organismenwelt: ein Benthos und ein Pelagial[2]) zu unterscheiden. Beide Lebensgemeinschaften bestehen aus Pflanzen, Tieren und Bakterien und man könnte daher a priori erwarten, daß auch jede für sich einen geschlossenen Kreislauf bilden und dauernd sich selbst erhalten könnte. Aber während die Pflanzenwelt des Benthos natur-

[1]) Wie die Stickstoff-bindenden Bakterien[87] (Azotobacter und Clostridium) zeigen, ist das Protoplasma auch imstande, den N. der Luft auszunutzen; aber den Pflanzen geht dieses Vermögen ab.

[2]) Mit „Pelagial" ist ursprünglich nur die vom Boden unabhängige Lebewelt des Wassers in den oberen vom Licht erhellten Wasserschichten bezeichnet. Ihr steht gegenüber das „Abyssal". Ein zusammenfassender Ausdruck für diese beiden, nicht zum Benthos gehörenden Bezirke fehlte zunächst merkwürdigerweise vollständig. CHUN hat dann (1887)[20] hierfür einfach das Wort „Pelagial" übernommen, und ihm ist auch STEUER[94] gefolgt. HAECKEL hat (1890)[36] statt dessen das Wort „Plankton" vorgeschlagen und empfiehlt, für das Plankton s. str. HENSEN's ploterische Organismen zu sagen. Dieser Vorschlag dürfte, nachdem sich das Wort Plankton im HENSEN'schen Sinne vollständig eingebürgert hat, unannehmbar sein. Ich folge daher hier CHUN's Vorgange. Die verschiedenen Lebensräume und Lebensgemeinschaften würden also folgende Bezeichnung erfahren:

I. Atmosphäre (Atmobios)	II. Hydrosphäre (Hydrobios)
1. Atmobenthos (Atmobenthal)	1. Hydrobenthos (Hydrobenthal)
	2. Hydropelagos (Hydropelagial)
	a) Hydroplankton
	b) Hydronecton

τὸ βένθος (die Tiefe) und τὸ πέλαγος (die Hochsee) bezeichnen den Wohnort, davon sind Benthal und Pelagial für die Bevölkerung abgeleitet.

gemäß nur auf den schmalen Küstensaum der Hydrosphäre beschränkt und auch hier noch durch die Natur des Bodens der Flachsee und die Bewegungen des Wassers vielfach eingeengt ist, dehnt sich die Pflanzenwelt des Pelagials ununterbrochen über die ganze gewaltige Fläche der Hydrosphäre aus und geht, ohne auf ein anderes Hindernis als den Boden des Gewässers zu stoßen, von der Oberfläche bis zu 200 und selbst 400 m Tiefe hinab. Sie bildet also das gewaltigste Weidegebiet, das unsre Erde aufweist, ein Weidegebiet, das außerdem nie abstirbt, sondern jahraus jahrein ununterbrochen produziert und, indem seine Abfallsprodukte in die unter ihm liegenden lichtlosen Tiefen niedersinken, auch dem küstenfernen Boden der Hydrosphäre stets Nahrung zuführt. Für die Hochsee ist also das Plankton und insbesondere natürlich das pflanzliche Plankton die Nahrungsquelle, der gegenüber jede andere vollständig zurücktritt, so daß wir sie geradezu als die Urnahrung bezeichnen können. In der küstennahen Flachsee gewinnen die benthonischen Pflanzen schon an Bedeutung, weniger wie es scheint durch ihr lebendes Gewebe als durch den Detritus, der aus ihren zerfallenden Geweben sich fortgesetzt bildet[80]); und so wächst mit der Abnahme der Wassermassen und der Zunahme der pflanzenbewachsenen Bodenfläche die Bedeutung des Bodenlebens gegenüber dem planktonischen Leben. Infolgedessen werden im Süßwasser die Beziehungen zwischen Pelagial und Benthos außerordentlich kompliziert und variieren von Ort zu Ort. Wollen wir daher möglichst einfache und klare Verhältnisse studieren, so müssen wir auf den Ozean hinausgehen und womöglich die küstenferne Hochsee aufsuchen. Hier tritt uns die Hydrosphäre in ihrer reinsten und großartigsten Entwicklung entgegen, hier ist auch die pelagische Lebewelt am vollständigsten und reinsten entwickelt. Aus diesem Grunde wird es sich empfehlen, stets von der Erforschung des Meeresplanktons auszugehen und auch heute diejenige des Süßwasserplanktons, da eine gleichmäßige Behandlung bei der Kürze der Zeit leider von vornherein ausgeschlossen ist, nur zur Ergänzung heranzuziehen. Es darf darin also nicht eine mindere Bewertung der Süßwasserforschung gesucht werden, die, wie schon R. Hertwig vor Jahren betont hat[44] und auch dieser Vortrag zur Genüge zeigen wird, für Entwicklung und Fortgang der Planktonforschung von fundamentaler Bedeutung ist.

Es existiert jedoch noch eine Organismengruppe im Meer, deren Lebensraum ebenso umfassend ist, wie der des Planktons, das sind die schwimmenden Organismen oder das Necton. Ihre Bewegungen

sind im Gegensatz zu denen des Planktons so ausgiebig, daß sie den Organismen Wanderungen unabhängig von den Bewegungen des Wassers erlauben; das sind also vor allem die Wale und Fische und die größeren Cephalopoden. Die Robben, Pinguine, Seeschlangen und Schildkröten gehen zwar auch weit in das Pelagial hinein, sie sind aber durch ihr Brutgeschäft an die Küste gebunden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Nectonten mit dem Plankton zusammen eine einheitliche Lebensgemeinschaft bilden, da sie denselben Lebensraum bewohnen und direkt oder indirekt vom Plankton leben. Es gibt daher im Grunde nur zwei Lebensgebiete der Hydrosphäre: den Boden oder das Benthos und die freie Wassermasse oder das Pelagos. Es ist daher auch durchaus berechtigt, wenn Chun in seinem Reisewerk der Valdivia-Expedition nur die pelagische und die benthonische Organismenwelt unterscheidet. Sobald wir aber von dem rein ökologischen Gesichtspunkte absehen und statt des Wohngebietes die Lebensweise und die Bedeutung der verschiedenen Lebewesen im Haushalte der Hydrosphäre in den Vordergrund rücken, gewinnen die Planktonorganismen eine so eigenartige und zentrale Stellung im Leben des Wassers und unserer Erde überhaupt, daß ihre Sonderung vom Necton nötig wird. Sie stellen den frei schwimmenden und den an den Boden gebundenen Organismen gegenüber die frei schwebenden Wesen dar; den ersteren lassen sich die fliegenden Tiere der Atmosphäre vergleichen, die Bodenorganismen des Landes und des Wassers entsprechen einander; den Schwebewesen des Wassers aber vermag sich keine Organismengruppe der Atmosphäre an die Seite zu stellen; ihr Bau, ihre Verteilung im Raum, ihre Lebensweise steht einzig auf unserer Erde da. Wodurch das Plankton aber als unversiegbare Nahrungsquelle für alles übrige Leben der Hydrosphäre eine überragende Bedeutung erhält, ist bereits dargelegt.

Das Plankton ist also eine in sich geschlossene Lebensgemeinschaft, die das größte Lebensgebiet unserer Erde erfüllt und vermöge ihres Pflanzenreichtums die überragende Nahrungsquelle für das gesamte übrige Leben der Hydrosphäre darstellt, zugleich aber eine Welt von frei im Medium schwebenden Organismen bildet, wie sie nur der Hydrosphäre eigen ist und der Atmosphäre vollständig fehlt. In diesen drei Eigenschaften des Planktons liegt seine Bedeutung für die gesamte Biologie begründet; die Planktonforschung trägt daher keineswegs den Charakter einer

Sonderforschung, sondern hat eine ganz allgemeine Bedeutung für die Erforschung des Lebens auf unserer Erde überhaupt. Gelingt es der Forschung, die Gesetze aufzudecken, nach denen diese größte Lebensgemeinschaft unserer Erde sich gebildet hat, erhält und fortdauernd erneuert, so hat sie damit eine Arbeit geleistet, die für die Wissenschaft vom Leben von fundamentaler Bedeutung sein muß. Wir werden aber sehen, wie nirgends sonst auf der Erde eine Lebensgemeinschaft existiert, die einer exakten Erforschung so zugängig ist, wie die des Planktons. Diesen Beweis geliefert zu haben, ist das große Verdienst der modernen Planktonforschung, und somit fällt mein Thema zusammen mit der dankbaren Aufgabe, zu zeigen, wie und von wem dieser wertvolle Beweis in der Geschichte der Planktonforschung geführt wurde, und was fernerhin zu leisten sein wird, um in der exakten Erforschung des Planktons weiter vorzudringen.

I. Kurzer Abriß der Geschichte der Planktonforschung.

Meine erste Aufgabe wird es sein, einen Überblick über die Entwickelung der Planktonforschung zu gewinnen, um daraus abzuleiten, was wir unter moderner Planktonforschung zu verstehen haben und welche Probleme dieselbe bewegen.

Es versteht sich von selbst, daß die Organismen des Planktons seit den ältesten Zeiten die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gelenkt haben. Aber bis gegen die Mitte des vorigen Jahrhunderts bot die Erforschung dieser Wesen des freien Wassers so große Schwierigkeiten, daß ihr Studium gegenüber dem der Bodentiere, Fische und Landtiere und der festsitzenden Wasser- und Landpflanzen ganz in den Hintergrund trat. Die mikroskopische Kleinheit vieler derselben, die Zartheit und Vergänglichkeit der Körper, ganz besonders aber die Umständlichkeit des Fanges waren große Hemmnisse. Die größeren Formen wie Medusen, Salpen, Siphonophoren konnten vom Boote aus mit Glashäfen geschöpft werden; die kleineren Arten aber, die mit bloßem Auge nur schwer oder gar nicht erkennbar und im allgemeinen so spärlich im Wasser verteilt waren, daß an eine derartige Fangmethode nicht zu denken war, wurden nur dann erbeutet, wenn sie in außerordentlicher Masse auftraten, so daß sie das Wasser in dichtester Masse erfüllten und Verfärbungen oder Meerleuchten hervorriefen. Wie hilflos man noch in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts dem Plankton der Hochsee gegenüberstand, zeigen am besten

Darwin's Versuche auf dem Beagle mit sackförmigen Netzen aus undurchlässigem Segeltuch die größeren Organismen zu fangen[1]); natürlich füllten die Beutel sich sofort mit Wasser, das in ihnen blieb, und es konnten während des weiteren Zuges durch das Wasser nur solche Organismen in dieses ruhende Meerwasser hineingeraten, die zufällig vor den Beuteleingang gerieten und bei den Fluchtversuchen versehentlich nicht vom Beutel weg, sondern in denselben hineinschwammen. Darwin erhielt auf diese Weise daher auch nur dürftige Resultate. Der Gedanke bei dem Fange des Planktons war offenbar stets der, daß man die Organismen aus dem Wasser herausschöpfen müsse, und so gebrauchte man bei Wasserverfärbungen kleine Schalen oder Flaschen, bei größeren Tieren Glashäfen oder große Segeltuchpützen. Eigentliche Netze kannte man in dieser Zeit nicht oder wandte sie jedenfalls nicht allgemein an; ihr großer Wert war noch nicht erkannt.

Trotzdem sind in dieser ersten Periode, die etwa bis 1850 reicht, bereits sehr wichtige Entdeckungen gemacht, auf die hier ganz kurz hingewiesen werden mag. Im allgemeinen verfolgten die Untersuchungen von Planktonorganismen den Zweck, unsere Kenntnisse über den Bau, die Entwicklung und die Systematik der Tiere zu erweitern, und in dieser Beziehung besitzen wir viele wertvolle Untersuchungen von Chamisso, Mertens, Lesueur, Peron, Eschholtz und zahlreichen anderen Forschern über Salpen, Pteropoden, Appendicularien, Sagitten, Krebse usw. Daneben aber ergaben sich auch allgemeine Gesichtspunkte, denen bis in die Gegenwart hinein die Planktonforschung mit immer feineren Beobachtungsmethoden nachgegangen ist. So untersuchte Scoresby 1820[92] im Grönländischen Meere das durch Diatomeen verfärbte Wasser, dem die Wale bei ihren Wanderungen folgen, und er wies nach, daß jeder Kubikzentimeter des geschöpften Wassers nicht weniger als 5—6 große Coscinodiscen enthielt, die er freilich für kleine Medusen ansah. Ehrenberg[29] entdeckte dann 1844 in Schöpfproben, die ihm in noch verschlossenen Flaschen vom offenen Ozean zugeschickt waren, von Stellen, die völlig klares Wasser aufwiesen, zahlreiche Skelette von Diatomeen und Radiolarien, die er zugleich auch am Boden des Ozeans auffand. Er schloß daraus mit Alexander von Humboldt[47], daß die ganze Wassermasse des Ozeans von mikroskopischem Leben erfüllt sei. Da auch Ehrenberg die pflanzliche Natur der Diatomeen nicht erkannte, so blieb es

[1]) Reise eines Naturforschers um die Welt. Übersetzung von Victor Carus, 1875, pag. 185—188.

rätselhaft, wovon diese reiche Tierwelt des Weltmeeres sich ernährte. Aber 1847 löste der englische Botaniker Hooker[46] dieses Problem, indem er in den Diatomeen, die in den antarktischen Gewässern das Wasser ebenso verfärben wie im Norden, die mikroskopischen Pflanzen erkannte und ihnen für das gesamte Meer dieselbe Rolle zuwies, welche den Pflanzen auf dem Lande für die Erhaltung des Tierlebens zukommt. In den warmen Meeren, so nahm er an, seien indessen diese Pflanzen so spärlich im Wasser verteilt, daß sie keine für uns direkt wahrnehmbare Verfärbung hervorriefen, und daher seien sie dort dem Menschen bisher entgangen. Vorkommen aber müßten sie überall im Meere, da sonst kein tierisches Leben existieren könne. Ergänzt wurden diese bedeutungsvollen Entdeckungen durch den dänischen Naturforscher Örstedt[75], der 1849 in den Tropenmeeren die Trichodesmien in großer Menge fand und diesen Fadenalgen, die oft gelbe und rote Meeresverfärbungen hervorrufen, für die warmen Meere die gleiche Rolle zuwies, wie sie die Diatomeen in den kalten Gebieten besitzen. Auch er wies wie Hooker auf das Mißverhältnis zwischen den überall verbreiteten Tieren und den auf die Küste beschränkten größeren Pflanzen des Meeres hin und verglich die Rolle dieser mikroskopischen Meeresalgen mit derjenigen der Pflanzen auf dem Lande. Hooker war schließlich der erste, welcher die Bedeutung der Planktondiatomeen für die Bildung der Bodensedimente der Polarmeere erkannte.

Seither sind unsere Vorstellungen über die Rolle der Diatomeen und Schizophyceen sowie der am Boden der Ozeane gefundenen Radiolarien-Skelette wesentlich geändert, aber sowohl die Allbelebtheit des Meeres wie die Bedeutung der mikroskopischen Planktonpflanzen im Haushalt desselben, die Ehrenberg, Hooker und Örstedt erkannten, haben sich bestätigt und bilden zwei Entdeckungen von fundamentaler Bedeutung aus dieser ersten Periode der Planktonforschung.

Dem großen Physiologen Johannes Müller[69, 70] gebührt jedoch das Verdienst, das Netz als filtrierenden Fangapparat in die Forschung eingeführt und die enorme Tragweite dieser neuen Methode klar erkannt und ausgesprochen zu haben. Indem man nicht mehr eine notwendigerweise stets nur sehr beschränkte Wassermasse schöpfte, sondern fast beliebig große Wassermassen durch Beutel aus durchbrochenem Gazezeug filtrierte, war man zunächst imstande, sich größere Mengen auch sehr kleiner, mikroskopischer Organismen zu verschaffen, und es zeigte sich bei den Versuchen mit den ganz primitiven, zunächst wie ein Schmetterlings-

netz an einem Stabe befestigten Netzen sofort, die Richtigkeit der Ehrenberg'schen Funde. Denn überall, wo man das Netz nur lange genug durch das Wasser zog, fing man zu jeder Zeit zahlreiche Planktonorganismen. Vielleicht noch wichtiger aber war der weitere Vorteil, daß man nämlich jetzt nicht nur Oberflächenwasser untersuchen konnte, sondern, indem man das Netz an einer Leine aufhing und beschwerte, in jede beliebige Tiefe versenken und also die ganze Wassermasse des Ozeans durchfischen konnte. Endlich wies Müller aber auf einen dritten Punkt hin, der ihm als Physiologen sehr nahe lag, daß es nämlich nun möglich sei, in einfachster Weise die Masse der lebendigen Substanz zu bestimmen, die in einer bestimmten Masse von Wasser enthalten sei und daß man so, indem man den Inhalt gleicher Wassermassen aus verschiedenen Meerestiefen und verschiedenen Meeresteilen feststellte, zu sicheren Vorstellungen über den Reichtum des Meeres an Leben gelangen könne. Es ist sehr zu bedauern, daß dieser geniale Naturforscher durch unglückliche persönliche Erlebnisse in seinen späteren Jahren von der Meeresforschung abgelenkt wurde; sonst wäre er sicher schon damals der Begründer der selbständigen, eigenen Problemen folgenden Planktonforschung geworden. Dazu kam, daß Darwin's Deszendenztheorie bald hernach alle Forscher, und unter ihnen gerade die hervorragendsten am mächtigsten, auf ganz andere Probleme hinführte. Allerdings wurde die nun der Forschung so leicht zugänglich gemachte und über alles Erwarten formenreiche Welt des Planktons auf das eifrigste erforscht, aber nur um neues Material für die Entwicklungslehre zu bringen. Die biologische Seite der Forschung dagegen ruhte so gut wie ganz.

Jedoch fällt in diese Periode die größte wissenschaftliche Expedition, die bisher ausgesandt wurde, die Challenger-Expedition (1873—1876), und wie für alle anderen Gebiete der Ozeanographie, brachte sie auch der Planktonforschung eine ungeahnte Förderung. Zum ersten Male wurde auf ihr im vollsten Maße von der Entdeckung Joh. Müller's Gebrauch gemacht und mit noch sehr einfachen Gazenetzen die ganze Wassermasse des Ozeans in vertikaler und horizontaler Richtung während der langen Reise abgefischt. Es ist die erste umfassende Untersuchung des freien Meeres, die der Mensch überhaupt ausgeführt hat, die erste wissenschaftliche Erforschung des gewaltigsten Lebensgebietes, das die Erde besitzt. Das bedeutendste Ergebnis war, daß in den tieferen Wasserschichten Planktonorganismen lebten, die nie gefangen wurden, wenn die Netze in den oberen Schichten allein

gefischt hatten, und von denen also mit Sicherheit angenommen werden mußte, daß sie auf diese Tiefen beschränkt seien. Als solche Tiefenformen stellten sich insbesondere die nach dem Schiff benannten Challengeriden heraus, eine Familie der Radiolarien. Diese Entdeckung einer eigenartigen planktonischen Tiefseefauna ist von der größten Bedeutung für die Planktonforschungen der nächsten Jahrzehnte geworden, in denen eine große Zahl von Forschern sich bemühte, sogenannte Schließnetze zu konstruieren, die weder beim Hinablassen noch beim Aufzuge, sondern nur in der Tiefe fischen und daher lediglich Organismen der abgefischten Tiefenzone heraufbringen. Außerdem wurde die erste Grundlage einer geographischen Verbreitung der Planktonorganismen gelegt, und durch die Untersuchung der Bodensedimente des Ozeans der große Anteil nachgewiesen, den die planktonischen Pteropoden, Globigerinen, Radiolarien, Diatomeen und Coccolithphoriden an der Sedimentbildung haben. Die letztgenannten Organismen, deren Skelette durch Ehrenberg[28] 1836 in der Kreide entdeckt, aber für anorganische Gebilde gehalten wurden, hatte Wallich[97] zuerst (1865) an der Oberfläche des Meeres lebend gefunden und für Entwicklungsstadien von Globigerinen angesehen. Die Challenger-Expedition fand sie überall an der Oberfläche des Meeres verbreitet; da sie zu klein waren, um mit den Netzen gefangen zu werden, so war dieser wichtige Nachweis nur dadurch möglich, daß der Darminhalt der größeren Planktontiere und die Gallertmassen der Radiolarien und Coelenteraten regelmäßig auf kleinere Organismen untersucht wurden. Erst 1900 erkannte Frau Weber-Bosse[98] die Pflanzennatur der Coccolithphoriden, die neben den Diatomeen und Peridineen die wichtigste Algenfamilie des Meeres bilden. Die Formenkenntnis der Planktonten wurde durch die großen monographischen Bearbeitungen aller einzelnen Gruppen außerordentlich erweitert, aber die Untersuchung der Formen war ganz und gar von systematischen, vergleichend-anatomischen, histologischen und deszendenztheoretischen Gesichtspunkten beherrscht. Eine selbständige Behandlung der Planktonorganismen gab es noch nicht.

Chun und Hensen haben mit dieser Betrachtungsweise gebrochen und von ganz verschiedenem Standpunkte aus eine selbständige Planktonforschung begründet. Es ist von hohem Interesse, dem Gedankengange beider Forscher nachzugehen.

Chun hatte seit 1876 sich mit dem Plankton des warmen Wassers beschäftigt, zuerst im Mittelmeer, dann im östlichen Atlantischen Ozean, insbesondere bei den Canaren. Gleich in seiner

ersten großen Arbeit über die Ctenophoren des Golfes von Neapel (1880)[19], tritt seine Eigenart, überall auf die Bedürfnisse des lebenden Tieres zurückzugehen und Organisation und Lebensweise als in engster Harmonie miteinander stehende Dinge aufzufassen, in glänzender Weise hervor. Ich verweise hier besonders auf die Darstellung der Locomotion der Ctenophoren, die Zurückführung der eigenartigen Gestaltung und Organisation der Beroiden auf den Verlust der Fangtentakel und ihren Nahrungserwerb, ferner auf die Ableitung des Einflusses, den die verschiedene Bewegungsweise auf die differente Gestalt von Medusen- und Rippenqualle gehabt hat, und endlich auf das Kapitel über die Lebensweise der Ctenophoren und ihr Auftreten in der Bucht von Neapel. Überall wird die Untersuchung durch Beobachtung am lebenden Tiere geprüft und vielfach werden Experimente angestellt. Die gleiche Forschungsweise leitet auch die Untersuchungen über die Siphonophoren des Mittelmeeres und der Canaren (1882—1888) und führt ihn zur Entdeckung der Luftatmung der Velellen und der Porpiten. Durch das jahreszeitliche Auftreten der Ctenophoren, die im Sommer von der Oberfläche des Meeres verschwanden, aber schon 1877 von Chun in geringer Tiefe aufgefunden wurden, wurde Chun veranlaßt, das Plankton der Tiefsee eingehend zu untersuchen, und zwar mit Hilfe besonderer Schließnetze, die später eine weite Verwendung gefunden haben. Die reichen und überraschenden Ergebnisse dieser bei Neapel und im Atlantischen Ozean bei den Canaren ausgeführten Untersuchungen sind allgemein bekannt; in der Bearbeitung derselben, und zwar vor allem in der 1894 abgeschlossenen „Atlantis“, rückte er dann die biologische Beobachtungsweise ganz in den Mittelpunkt und betont ausdrücklich den Gegensatz zu der herrschenden rein morphologischen Betrachtungsart. So wurden die eigenartigen Körperfortsätze der Cirripedienlarven entgegen Claus als Balancierapparate gedeutet, während die langen Borstenbesätze der vorderen Extremitäten als Reuseneinrichtungen zum Filtrieren von Wasser und zum Fange des kleinsten Planktons erkannt wurden, das er im Darminhalte fand. So analysierte Chun auch den Bau der Augen der Tiefseeschizopoden, ihre Sonderung in Front- und Seitenauge, die Längenentwicklung der Facettenglieder, die Ausbildung des Iris- und Retinapigmentes usw. Die Anordnung und der Bau der Leuchtorgane dieser Krebse wurden in der gleichen biologischen Weise studiert und schließlich auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der Schizopoden der Oberfläche zu denen der Tiefsee und des Meeresbodens untersucht, um die allmähliche Ausbildung dieser eigenartigen Formen

aufzuhellen. Hier dienten also nicht mehr die Planktonorganismen als Material zur Bereicherung der Anatomie, Histologie, Ontogenie und Phylogenie, sondern gerade umgekehrt wurden diese Wissenschaftszweige und ihre Methoden herangezogen, um dem Forscher zur Analyse der Organisation des Planktonorganismus zu dienen. Wollen wir das Problem, das Chun sich stellte, mit einem kurzen Ausdrucke bezeichnen, so können wir es das „Gestaltungsproblem" nennen.

Hensen wurde durch Untersuchungen über die Frage der Überfischung der deutschen Meere zu einer vollständig anderen Problemstellung geführt[38]. Indem er versuchte, aus der Menge der im Meere treibenden planktonischen Fischeier einen Maßstab für die Mindestzahl der leichenden Weibchen der betreffenden Fischarten zu gewinnen, erkannte er, daß alle Planktonorganismen als willenlos in dem stets bewegten Wasser schwebende Körper nach rein physikalischen Gesetzen die Tendenz haben müßten, sich möglichst gleichmäßig im Medium zu verteilen, derart, daß es möglich sein müsse, mit ganz wenigen Stichproben einen zuverlässigen Anhaltspunkt zu gewinnen über die Menge und Art der in einem Gebiet gleicher biologischer Verhältnisse im Wasser enthaltenen Planktonten. Eine mühsame, sehr sorgfältige Prüfung ergab, daß dieser Schluß richtig sei, und er hat sich in der Tat in der Folgezeit immer mehr und mehr bestätigt. Mit dieser Erkenntnis war nun aber zugleich die Möglichkeit gegeben, die Lebensgemeinschaft des Planktons in einer so exakten Weise nach ihrer Zusammensetzung und Masse und dem Wechsel in Raum und Zeit zu verfolgen, wie das bei keiner anderen Lebensgemeinschaft unserer Erde möglich ist, und dadurch schließlich zu einer vollständigen Analyse des verwickelten Getriebes derselben zu gelangen. Es handelt sich für Hensen also nicht um das einzelne Individuum, sondern um die Gesamtheit der Individuen, sei es einer Art oder Familie oder aller Planktonten überhaupt. Den Mittelpunkt aber seiner Untersuchungen, die er zuerst 1887[38] veröffentlichte, bildete die Frage nach den Gesetzen, von denen die Produktion vom Plankton abhängt und nach der Rolle, die das Plankton als Nahrung für die übrigen Tiere des Meeres hat. Mit anderen Worten: Hensen hat vor jetzt 25 Jahren das Problem des Stoffwechsels im Meere nicht nur aufgestellt, sondern auch sofort energisch in Angriff genommen und durch Ausarbeitung quantitativer Methoden den Weg gebahnt, auf dem die Forschung sicher zu einer Lösung dieser großen Aufgabe wird gelangen können. Hatten sich die Forscher bis dahin begnügt, die Verbreitungsgrenze der einzelnen

Organismen festzustellen und eventuell noch anzugeben, wo die betreffende Art am zahlreichsten gefunden wurde, so wurde es jetzt nötig, gerade dem Wechsel der Volkszahl nachzugehen, ihren Auf- und Niedergang in Raum und Zeit möglichst exakt zahlenmäßig festzulegen und die Faktoren aufzusuchen von denen die Zunahme und die Abnahme der Bevölkerungsdichte abhängig sind. Hierzu war es erforderlich, die Menge des Planktons vergleichbarer Wassermassen [1]) bestimmen zu können, und so sah sich Hensen genötigt, durch sehr schwierige und zeitraubende Experimente und Berechnungen besondere quantitativ fischende Netze zu konstruieren, deren Filtrationsgröße bekannt war und die, wie schon Joh. Müller vorgeschlagen hatte, nicht horizontal, sondern vertikal gezogen wurden. Da sich ferner ergab, daß die Bestimmung der Fangmasse nur einen ersten Anhalt zu geben vermochte, für jede tiefergehende Forschung aber eine Analyse dieser Masse nach Organismengruppen und Arten unumgänglich notwendig war, so gesellte sich zu den quantitativen Fangapparaten noch eine quantitative Verarbeitungsmethode der Fänge hinzu, die es ermöglichte, die mit den Netzen ausgeführten Stichproben von Plankton so weit zu analysieren, daß von jeder sicher unterscheidbaren Form die Individuenzahl im Fange festgestellt wurde. Das ergab ein von jeder subjektiven Schätzung unabhängiges, exaktes, objektives Bild der Zusammensetzung der Netzfänge, das zahlen- und kurvenmäßig festgelegt und als Grundlage für eine weitere Erforschung benutzt werden konnte, die nun darauf ausgehen mußte, die so gewonnenen Bilder aus den hydrographischen und biologischen Verhältnissen als mit Notwendigkeit bedingt zu erklären. Nicht die Ausführung der quantitativen Fänge und ihre quantitative Analyse ist die wissenschaftliche Arbeit, sondern diese beginnt erst mit der verstandes-

[1]) Wie Hensen[38] dargelegt hat, kann man eine solche Vergleichung in zweifacher Weise vornehmen. Entweder stellt man die Bevölkerungsdichte gleicher Wassermassen, also etwa von 1 cbm für größere Formen oder von 1 Liter für kleinere Organismen fest und vergleicht diese Werte untereinander, oder aber man vergleicht die unter gleicher Meeresfläche gefangenen Organismenmengen. In diesem Falle ist die Einheit in der dem Plankton Sonnenlicht zuführenden Fläche gegeben, und es muß dann alles unter dieser Fläche lebende Plankton, vor allem das pflanzliche Plankton, in die Rechnung einbezogen werden. In der Flachsee wird man daher in diesem Falle stets die ganze Wassersäule von 0 m bis zum Boden zu untersuchen haben, auf der Hochsee kann man sich bei der schnellen Abnahme der Pflanzen mit der Tiefe mit Wassersäulen von 400 oder auch 200 m Höhe begnügen. Man berechnet die Menge der Planktonten dann nach 1,0 oder 0,1 qm Meeresoberfläche. Welche Methode man im einzelnen Falle anwendet, hängt natürlich von der Aufgabe ab, die man verfolgt.

mäßigen Analyse der Ergebnisse jener rein mechanischen, aber unumgänglich notwendigen methodischen Vorarbeiten, die nur die Beschaffung des Materials zur Aufgabe haben[1]). Als die beiden wichtigsten Faktoren, die die Volkszahl eines Organismus regeln, ergaben sich: die Vermehrungsschnelligkeit (Vermehrungsfuß in 24 Stunden nach Hensen) und die Vernichtungsgröße („Necrotoccus" in 24 Stunden nach Hensen), denen eine Art durch anorganismische Einwirkungen und Feinde ausgesetzt ist. Die Menge des Lichtes und der Pflanzennährstoffe, die Temperatur und der Salzgehalt, die Menge und Art der geformten Nahrung waren zu untersuchen und ihr Einfluß auf die Bevölkerungsdichte festzustellen. Um tiefer in die Stoffwechselvorgänge einzudringen, wurde auch die chemische Zusammensetzung der wichtigsten Planktonorganismen durch Hensen zu erforschen gesucht. Die Dauer und Zahl der einzelnen Entwicklungszustände und die Lebensdauer der Planktonten waren ebenfalls von Bedeutung. So ergaben sich immer neue Fragen, die meist noch vollständig unberührt waren und mit neuen Methoden in Angriff genommen werden mußten. Suchen wir auch für diese Forschungen Hensen's einen kurzen, bezeichnenden Ausdruck, so werden wir sie am besten als Untersuchungen über das Bevölkerungsproblem bezeichnen können. Sie schließen dann, wie es auch tatsächlich der Fall ist, alle Studien über die geographische, horizontale und vertikale Verbreitung der Planktonorganismen in sich, erheben sie aber auf einen weit höheren Standpunkt als früher und machen sie exakter Forschung zugängig.

Durch die Arbeiten dieser beiden Forscher war also die Planktonforschung zu einer selbständigen Wissenschaft geworden. Zwar

[1]) Arbeiten, die im wesentlichen nichts weiter als Zähltabellen mit mehr oder weniger ausführlichen Begleitworten über das zahlenmäßige Auftreten der einzelnen Planktonten geben, haben daher nicht den mindesten selbständigen wissenschaftlichen Wert. Überhaupt würde es entschieden das Niveau aller statistischen Planktonarbeiten, einerlei ob auf subjektiver Schätzung oder exakter Zählung beruhend, sehr heben, wenn streng darauf gesehen würde, daß der Text für sich ohne die angehängten Tabellen verständlich wäre und jede Behauptung durch kleine Zusammenstellungen der betreffenden Werte im Texte bewiesen würde. Nur so ist auch eine wirklich kritische Behandlung der in den großen Tabellen enthaltenen, unter sich oft außerordentlich ungleichen Werte möglich. Eine möglichst klare Herausarbeitung und Ableitung der Ergebnisse ist nirgends ein so dringendes Erfordernis wie gerade bei statistischen Arbeiten, da es dem Leser hier in den meisten Fällen geradezu unmöglich, immer aber sehr schwer und zeitraubend ist, an der Hand der Gesamttabellen die Schlüsse des Autors nachzuprüfen.

sind die beiden Hauptprobleme, die sie aufstellten, im Grunde der biologischen Erforschung einer jeden Lebensgemeinschaft eigen, da sie nichts anderes zum Gegenstande haben, als Erklärung des einzelnen Organismus und der ganzen Bevölkerung aus den biologischen und anorganischen Faktoren, unter denen beide entstehen, leben und sich dauernd zu erhalten suchen. Aber während wir sonst überall auf die verwickeltsten Verhältnisse stoßen und meist überhaupt nicht imstande sind, die in Betracht kommenden Faktoren zu überblicken und in ihrer Wirkung zu verfolgen, sind diese beim Plankton nicht nur viel einfacher und wegen der großen Einförmigkeit der Lebensbedingungen viel leichter zu übersehen, sondern es sind auch die Untersuchungsmethoden einer viel exakteren Ausbildung fähig. So werden wir sicher dahin gelangen, für irgendeinen Teil des Meeres oder Süßwassers genau und erschöpfend die Zusammensetzung seiner gesamten Planktonwelt und zugleich alle wesentlichen chemischen und physikalischen Eigenschaften des Mediums feststellen und in ihren Wechselbeziehungen durch exakte zahlenmäßige Vergleiche untersuchen zu können, während das für jedes andere Lebensgebiet von gleicher Bedeutung ausgeschlossen erscheint. Insbesondere dürfen wir mit Recht hoffen, auf diesem Wege in das Problem der Artbildung und des Kampfes ums Dasein weit tiefer eindringen zu können, da wir sowohl den Wechsel der Existenzbedingungen, wie die Vermehrungsgröße der einzelnen Arten und die Vernichtungsgröße, der sie ausgesetzt sind, Schritt für Schritt genau werden verfolgen können.

Hensen's Untersuchungen führten zur Plankton-Expedition (1889), Chun's Forschungen zur Deutschen Tiefsee-Expedition (1898/99). Die erstere war ausschließlich der Erforschung des Planktons gewidmet, während die letztere das gesamte Tier- und Pflanzenleben des Meeres und vor allem der Tiefsee zum Programm hatte. Aus den reichen Erfolgen beider Fahrten mögen hier nur zwei hervorgehoben werden, die für die vorliegenden Fragen von Bedeutung sind. Hensen's zahlreiche quantitative Fänge im Atlantischen Ozean brachten den Beweis, daß die tropischen Teile desselben wesentlich ärmer an „Netzplankton" sind, als die Gebiete, in denen kaltes und warmes Wasser sich mischt, wie vor allem in der Irminger-See. Diese überraschende Thatsache widersprach aller Erwartung, da man ganz allgemein angenommen hatte, die warmen Meere seien wie an Arten so auch an Menge des Planktons den hohen Breiten überlegen. Sie ist aber neuerdings durch Untersuchungen, die auch das Zentrifugenplankton heranzogen[64], bestätigt und der Ausgangs-

punkt für eine Reihe sehr fruchtbarer Arbeitshypothesen geworden. Dieses eine Ergebnis allein beweist schon, wie wichtig es war, daß an die Stelle bloßer subjektiver Schätzungen exakte Messungen und Zählungen gesetzt wurden. Auf der Valdivia-Expedition wurden gleichfalls quantitative Netzfänge gemacht; ihre Ergebnisse sind aber noch nicht veröffentlicht. Es wird von ganz besonderem Interesse sein, zu erfahren, wie die Bevölkerungsdichte in dem von den beiden anderen Ozeanbecken so sehr abweichenden Indischen Ozean sich verhält. Von großer Wichtigkeit ist aber ferner der von dieser Expedition geführte Nachweis, daß wie die Tierwelt so auch die Pflanzenwelt des Planktons eine vertikale Gliederung ausgebildet hat und eine durch eigentümliche Arten ausgezeichnete Schatten- oder Dämmerflora zwischen 80 und 400 m Tiefe existiert.

Inzwischen hatte Apstein[3] die quantitative Planktonforschung auch auf das Süßwasser übertragen, und Kofoid, der das Flußgebiet des Illinois-River in Nordamerika untersuchte, machte hierbei die überaus wichtige Entdeckung, daß selbst die feinste von Hensen eingeführte Müllergaze Nr. 20 einen so erheblichen Teil der Planktonorganismen durch ihre Maschen entweichen ließ, daß es erforderlich erschien, andere Fangmethoden zu erproben, wenn es darauf ankam, ein zuverlässiges Bild von der Zusammensetzung des Planktons und von dem Auftreten speziell dieser kleinen Organismen zu erhalten (1897)[54]. Um die gleiche Zeit war Lohmann auch für das Meer zu der gleichen Überzeugung gekommen, indem er fand, daß die Appendicularien, die in allen Meeren zu den häufigsten Gewebstieren des Planktons gehören, sich ausschließlich von Organismen nähren, die durch die Netzmaschen nicht zurückgehalten werden (1896, 97)[62, 63], und in der Folgezeit haben dann Volck[96], Lohmann[59, 60, 61] u. A. neue Methoden ausgearbeitet, die es jetzt ermöglichen, auch die kleinsten uns bekannten Planktonorganismen sicher zu fangen und ihr Vorkommen quantitativ festzustellen. Filtrationen von geschöpftem oder gepumptem Wasser durch die gehärteten Filter von Schleicher & Schüll in Düren (Rheinland) und Zentrifugierung kleiner Mengen geschöpften Wassers haben sich bisher am besten bewährt. Durch die Einführung dieser Methoden ist es nun möglich geworden, das „Gesamtplankton“ einer bestimmten Wassermasse zu untersuchen, während man bis dahin sich damit begnügen mußte, ein „Teilplankton“ zu studieren, von dem man nicht wissen konnte, welchen Bruchteil vom Gesamtplankton es ausmachte. Einwandfrei werden mit den Netzen nur die Gewebstiere und einige sehr große Protozoen und Proto-

phyten gefangen, und selbst von den Metazoen gingen noch manche Eier und jüngste Larvenstadien verloren. Jetzt kann man für jeden Organismus, den man in seinem Auftreten studieren will, die beste Fangmethode auswählen und mit Filter und Zentrifuge vermag man jederzeit auch solche Organismen sich zu verschaffen, die mit den Netzen gar nicht oder nur zufällig gefangen werden, wie z. B. die nackten Flagellaten und die Coccolithophoriden.

Zum ersten Male war es jetzt also möglich, ein zuverlässiges Bild von der Zusammensetzung des Planktons im Meer- oder Süßwasser zu entwerfen und die Beziehungen der Pflanzen und Tiere sowie der verschiedenen Pflanzen- und Tierfamilien zueinander zu studieren. Auf Grund von Lohmann's Untersuchungen im Mittelmeer und in der westlichen Ostsee suchte dann Pütter[82] diese Beziehungen physiologisch zu verwerten und kam zu dem Schluß, daß die im Wasser vorhandene Menge an Plankton in keiner Weise genüge, die Planktonfresser zu ernähren und daß daher noch andere Nahrungsquellen vorhanden sein müßten. Als solche nahm er Stoffwechselprodukte der Planktonalgen an, die diese an das Wasser abgeben und die dann von den Tieren in Form gelöster flüssiger Nahrung aufgenommen werden sollen.

Die erste Expedition, auf der neben den Netzen auch Filter und Zentrifuge planmäßig und mit Erfolg verwendet wurden, ist die von Sir John Murray und Hjort geleitete Michael-Sars-Expedition[15] gewesen, die 1910 den Nordatlantischen Ozean erforschte; ihr folgte im Jahre darauf die „Deutschland" der Deutschen Antarktischen Expedition[64, 65] auf ihrer Ausfahrt nach Buenos Ayres, bei der also auch die Südhemisphäre untersucht werden konnte.

Überblicken wir jetzt noch einmal den Entwicklungsgang der Planktonforschung, bei dessen Besprechung absichtlich nur die wirklich für die Fortbildung der Forschung entscheidenden Untersuchungen erwähnt sind, so sehen wir, daß die Probleme seit ihrer Aufstellung durch Chun und Hensen unverändert dieselben geblieben sind, während die Methoden, die zu ihrer Lösung verwandt werden, sich sehr erheblich verfeinert haben. Hier konnte im wesentlichen nur auf die Methoden eingegangen werden, die an Hensen's Forschungen sich angeschlossen haben; bei der Besprechung des Gestaltungsproblems wird sich aber zeigen, wie auch Chun's Forschungsrichtung sich immer schärferer und präziserer Methoden bedient hat und in gleicher Weise rüstig fortgeschritten ist. Ich will nur kurz auf Ostwald's Analyse des Schwebevorganges[78] und auf die Kulturversuche Woltereck's[102] und Allens[1] hinweisen.

Doch lassen sich vorläufig nach ihnen keine Perioden abgrenzen, wenngleich es sehr wohl möglich ist, daß in späterer Zeit Experimente und Kulturen eine neue Forschungsepoche bedingen. Zurzeit aber stehen diese wertvollen Methoden noch zu sehr im Anfange ihrer Entwicklung, als daß davon die Rede sein könnte. Es ist dies aber ein Gebiet, für das gerade die Süßwasserforschung von großer Bedeutung werden kann.

Wenn wir also von den Problemen der modernen Planktonforschung sprechen, so können wir unter diesen Problemen nur das Gestaltungsproblem und das Bevölkerungsproblem verstehen und müssen als moderne Planktonforschung die letzten 25—30 Jahre, die seit Chun's und Hensen's fundamentalen Arbeiten verflossen sind, auffassen. Ihr würde die ganze ältere Planktonforschung gegenüberzustellen sein, und wie diese nach den Methoden in zwei Unterabschnitte zerfällt (vor und nach der Einführung der filtrierenden Netze), so könnte man auch jene einteilen in die Zeit vor und nach der Einführung der Filter und Zentrifugen. Damals bedeutete die Einführung des Netzes die Möglichkeit, das gesamte Wohngebiet des Planktons nach allen Richtungen hin zu erforschen und beliebig große Wassermassen zu untersuchen; durch die Filter und Zentrifugen wurde das Gesamtplankton der Forschung zugängig gemacht, während man vorher auf die Untersuchung des Netzplanktons beschränkt war.

Als ich an dieses Referat heranging, schien es mir das Natürlichste, die Perioden nach den großen Unternehmungen in der Planktonforschung abzugrenzen. Aber es zeigte sich bald, daß das nicht möglich war, weil diese entweder das Ergebnis und die Frucht von Arbeiten einzelner Forscher sind, wie die Plankton- und Valdivia-Expedition, oder aber zu der Planktonforschung als selbständiger Wissenschaft überhaupt in keiner direkten Beziehung stehen, wie die Internationale Erforschung der Nordischen Meere. Denn diese wurde unternommen zur Förderung der hydrographischen und fischereiwirtschaftlichen Kenntnisse und die Planktonuntersuchungen standen zunächst vollständig in dem Dienste dieser beiden Hauptaufgaben und werden auch jetzt noch wesentlich in diesem Sinne fortgeführt. Eine Gliederung der Planktonforschung nach diesem Gesichtspunkte wäre also eine ganz äußerliche und unnatürliche gewesen und deshalb mußte auf die einzelnen Forscher zurückgegangen werden, denen wir die hauptsächlichsten Fortschritte verdanken.

Zusammenfassende Werke über die Planktonforschung besitzen wir nur in sehr geringer Anzahl. Eigentlich kann man nur Steuer's Planktonkunde[94] hierher rechnen; ein außerordentlich verdienstvolles Buch, das eine treffliche Zusammenstellung der wichtigsten Arbeiten auf dem Gebiete der Meeres- wie auch der Süßwasserforschung gibt und ein unentbehrliches Handbuch für jeden Planktonforscher ist. Es erschien aber erst vor 2 Jahren. Vorher hatte schon J. Johnstone einen kurzen Abriß der quantitativen biologischen Meeresuntersuchungen gegeben, der unter dem Titel „Conditions of Life in the Sea" in den Cambridge Biological Series 1908 erschien und in sehr anschaulicher Weise ein Bild von den Untersuchungen entwirft, die die allgemeinen Lebensbedingungen und vor allem auch den Stoffwechsel des Meeres betreffen. Eine sehr anregend geschriebene kurze Zusammenfassung der gleichen Fragen gab derselbe Verfasser im vorigen Jahre heraus (Life in the sea, Cambridge Manuals of Science and Literature, 1911).

Eine Veröffentlichung von allergrößter Bedeutung besitzen wir ferner in dem von Apstein und Brandt herausgegebenen „Nordischen Plankton", das seit 1901 erscheint und in Form von Lieferungen eine kurze Charakterisierung aller in den nordischen Meeren (nördlich von 50° Br.) bisher beobachteten Planktonten geben soll. Wir verdanken sie einer Anregung Hjorts, der eine derartige Zusammenstellung für die damals in Vorbereitung begriffenen internationalen Untersuchungen für unentbehrlich hielt und die Kieler Forscher leicht für seine Idee gewann. An der Vollendung fehlen jetzt nur noch wenige Tiergruppen, die hoffentlich recht bald erscheinen und den Abschluß dieses großen Werkes möglich machen. Für die übrigen Meeresgebiete sind wir bisher auf die Werke der großen Expeditionen angewiesen, die sich spezieller der Planktonforschung widmeten, also in erster Linie der Plankton- und Tiefsee-Expedition.

II. Das Gestaltungsproblem.

Unter dem Gestaltungsproblem hatten wir alle jene Fragen zusammengefaßt, die die äußere und innere Gestaltung oder die gesamte Organisation der Planktonten betreffen und eine Antwort darauf verlangen, inwiefern dieser Bau der notwendige Ausdruck der Anforderungen ist, welche die Existenzbedingungen an den Organismus stellen, wenn er sich ihnen gegenüber erfolgreich durchsetzen will. Das Problem würde gelöst sein, wenn es uns gelänge, den Körper der Planktonten als

das notwendige Instrumentarium zu verstehen, das ihnen die Mittel gewährt, sich im Leben zu behaupten, oder wenn wir, mit anderen Worten, ein volles biologisches Verständnis für die Ursächlichkeit und Zweckmäßigkeit der verschiedenen Lebenswerkstätten gewonnen hätten, als welche wir jeden Organismus zu betrachten haben.

Gehen wir an eine solche Analyse der Planktonten heran, so haben wir zunächst in jedem Organismus dreierlei Bildungen zu unterscheiden: erstens solche, die in der allgemeinen Organisation des Lebendigen überhaupt begründet sind, zweitens Eigenschaften, die aus den Organisationsverhältnissen der Vorfahren abzuleiten sind und drittens die Anpassungen der gegenwärtig lebenden und unsrer Untersuchung unterworfenen Formen an die jetzigen Existenzbedingungen. Als Beispiele für die erste Gruppe will ich nur hinweisen auf Dreyer's[27] Zurückführung der Grundform des Spumellarien- und Nassellarienskeletts (der Vierstrahler) auf die Blasenstruktur des Plasmas und Rhumbler's[88] Nachweis, daß der Winkel, unter dem jede neue Kammerwand der Foraminiferen sich an die vorhergehende ansetzt, für jede Art konstant, von Art zu Art aber verschieden ist und auf die spezifisch verschiedene Konsistenz des Plasmas der einzelnen Arten zurückgeführt werden muß. Die phyletisch bedingten Bauverhältnisse sind durch die vergleichend anatomischen und vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen für die wichtigeren Planktontengruppen jedem Forscher in den allgemeinen Zügen geläufig; es fehlt aber meist an einer biologischen Deutung, wie sie für das Verständnis der Entstehung und Herkunft der Planktonformen wichtig wäre. Chun's Untersuchungen über die Beziehungen der planktonischen Tiefsee-Schizopoden und Decapoden zu den Krebsen der Oberfläche und des Meeresbodens könnten als Beispiel einer solchen Untersuchung angeführt werden. Die letzte Gruppe umfaßt dann alle anderen Gestaltungen der Planktonten, die in der Regel unter dem Begriff der „Anpassungen der Planktonorganismen an ihre Lebensweise" zusammengefaßt werden und über die bereits eine äußerst reiche Literatur besteht. Leider fehlt es aber, von wenigen Arbeiten abgesehen, an einer planmäßigen Durcharbeitung dieses sehr wichtigen Forschungsgebietes, das bisher fast stets nur gelegentlich und erst in zweiter Linie behandelt zu werden pflegt.

Wir können die Anforderungen, welche an die Planktonorganismen durch ihre Lebensbedingungen gestellt werden, in drei Gruppen sondern. Wie bei allen anderen Lebewesen wird zunächst erfordert, daß das Individuum imstande ist, sich selbst und seinen Stamm zu

erhalten. Dazu muß es fähig sein, durch Nahrungserwerb den steten Kräfteverbrauch im Betriebs- und Baustoffwechsel zu decken, sich vor den schädigenden und vernichtenden Einflüssen der leblosen und lebendigen Umgebung erfolgreich zu schützen, endlich eine Nachkommenschaft in solcher Zahl zu erzeugen, daß der Bestand der Stammesfolge gesichert erscheint und so viel Anpassungsvermögen besitzen, daß der Stamm nicht bei größeren Änderungen der Existenzbedingungen zugrunde geht. Zu diesen zwei Bedingungen kommt aber nun für die Planktonten noch eine dritte Forderung hinzu, die nur an sie gestellt wird, das ist die der Fähigkeit, sich dauernd im Wasser schwebend zu erhalten. Die Schwebefähigkeit ist also dasjenige Bedürfnis, durch welches die Planktonorganismen sich von allen anderen Lebewesen unterscheiden und durch welches daher ihre Gestaltung in der eigenartigsten Weise beeinflußt werden muß. Insofern hat Ostwald[78] recht, wenn er die Analyse der Bedingungen des Schwebens die Kernfrage der Planktonforschung nennt.

Es würden also im ganzen fünf Forderungen sein, die sich folgendermaßen gruppieren lassen:

1. Das Vermögen der Selbsterhaltung:
   a) durch ausreichende Ernährung,
   b) durch ausreichenden Schutz.
2. Das Vermögen der Stammeserhaltung:
   a) durch ausreichende Vermehrung,
   b) durch ausreichendes Variationsvermögen.
3. Das Vermögen des dauernden Schwebens.

Viel zu weit würde es führen, obwohl es eine sehr lohnende Aufgabe wäre, wenn wir darlegen wollten, was bisher bei den Planktonten über den gestaltenden Einfluß jeder dieser fünf Anforderungen festgestellt ist. Eine kurze Orientierung über die wichtigsten Arbeiten und ein spezielleres Eingehen auf eine einzige Anforderung, die der Ernährung, muß hier genügen.

Schon Johannes Müller, Haeckel, Rich. Hertwig, Mosley, Murray, Studer, Semper und viele andere haben eine große Zahl von Anpassungen der Planktonorganismen beschrieben und erörtert, vor allem handelte es sich hierbei um Schwebe- und Schutzeinrichtungen. Die ersten zusammenfassenden Darstellungen sind dagegen erst 1892 in dem Reisewerke der Planktonexpedition von Schütt[91] und Brandt[13] gegeben. Während letzterer im wesentlichen eine Übersicht über wichtigere Anpassungserscheinungen liefert, welche bis dahin bei den Planktontieren beobachtet waren,

brachte Schütt eine an neuen Gesichtspunkten reiche und umfassende Beschreibung der Anpassungen bei den Planktonpflanzen des Meeres, die bisher überhaupt noch nicht studiert waren. Von besonderer Wichtigkeit ist seine Ableitung der Einzelligkeit und Kleinheit derselben aus den eigenartigen Bedingungen der Nahrungsgewinnung; die Mittel zum Steigen, Sinken und Schweben werden eingehend erörtert und durch Abbildungen erläutert, die Schutzapparate gegen die Tiere (Stichwaffen und Sperreinrichtungen) nachgewiesen, und auch bereits die geographischen Variationen der Schwebeapparate bei den Peridineen gezeigt. Schütt hat in dieser ausgezeichneten Arbeit das Fundament zu jener „morphologisch-biologischen" Betrachtungsweise der Planktonpflanzen gelegt, die nachher durch Wesenberg-Lund (1900)[100], Nathansohn[72], Karsten[52] u. a. weiter ausgebaut ist.

Große Bedeutung haben Ostwald's Arbeiten (1902 u. ff.)[78, 79] gewonnen, in denen er eine genaue Analyse der Bedingungen des Schwebens vornahm und die Bedeutung der Viskosität oder Dichte des Wassers darlegte. Indem er jedoch nicht nur Größe und Gestalt der Planktonten und deren Temporalvariationen, wie sie zuerst von Wesenberg-Lund[100] beobachtet waren, sondern auch die täglichen und jährlichen vertikalen Wanderungen der Planktonten auf diese Schwebebedingungen zurückzuführen versuchte, schoß er weit über das Ziel hinaus. Immerhin ist der Erfolg seiner Arbeiten gewesen, daß keine Anpassungsform bisher so genau verfolgt ist, wie gerade die Schwebeeinrichtungen; man kann kaum eine Arbeit über Planktonten in die Hand nehmen, in der nicht diese Frage besprochen ist. Allerdings macht sich auch hier wieder derselbe Fehler bemerkbar wie auf so vielen anderen Gebieten der Biologie, daß viel zu wenig Beobachtungen und Experimente gemacht werden. Untersuchungen, wie sie von Brandt für Rediolarien[17] angestellt sind, müßten viel häufiger gemacht werden.

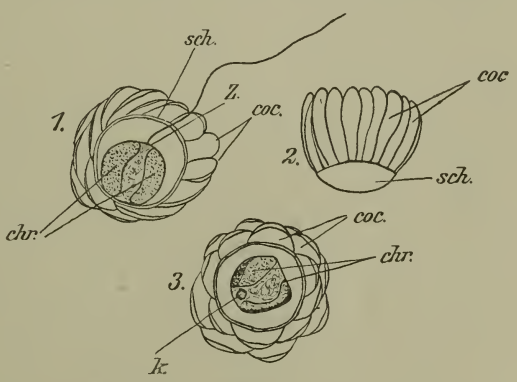
Neben den Schwebeanpassungen haben die Schutzeinrichtungen eine größere Beachtung gefunden, so die Schutzfarben, die Durchsichtigkeit der Gewebe, die Absonderung und Fortschleuderung phosphorescierender Sekrete, die Ausbildung von Dornen und Stacheln usw. Doch gehen über viele dieser Anpassungen die Ansichten noch sehr auseinander. In vortrefflicher Weise haben Rhumbler[88] den Schalenbau der Foraminiferen und Haecker[37] das Skelett der Radiolarien auf die Prinzipien der mechanischen Widerstandsfähigkeit zurückzuführen gesucht, zwei Forscher, die überhaupt bemüht gewesen sind, in ihren Arbeiten stets das biologische Moment in den Vordergrund zu rücken.

Ganz vernachlässigt erscheint dagegen das Ernährungsbedürfnis und ebenso die Forderung der Stammeserhaltung. Das erstere beeinflußt neben der Anforderung der Schwebefähigkeit die Gestaltung der Planktonten wahrscheinlich am stärksten. Trotzdem ist diese Bedeutung bisher sehr wenig gewürdigt, und eine zusammenfassende Behandlung fehlt noch vollständig. Es läßt sich daher gegenwärtig auch der Anteil, den dieser Faktor auf die Gestaltung der Planktonorganismen hat, noch gar nicht seinem ganzen Umfange nach übersehen; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß er in Wirklichkeit alle anderen Einflüsse bei weitem übertrifft. Und das sollte eigentlich selbstverständlich sein, da die Nahrung die einzige Energiequelle der Lebewesen bildet, und von ihr also alle Lebensfunktionen in erster Linie abhängen.

Die erste Nahrungsquelle, die für das Plankton in Frage kommt, sind das Sonnenlicht und die anorganischen im Wasser gelösten Nährstoffe der Pflanzen. Das erstere dringt bekanntlich nur äußerst wenig in das Wasser ein und erleidet vor allem eine mit der Tiefe, in die es vordringt, rasch zunehmende Änderung seiner Zusammensetzung, indem die roten Strahlen sehr bald, die des blauen Endes des Spektrums dagegen erst spät absorbiert werden. Zugleich nimmt aber auch die Zeit, während welcher täglich Licht von etwa Tagesstärke in der Tiefe herrscht, rapide ab, und Regnard[86] konnte bei Madeira im März 1889 feststellen, daß in 20 m der Tag um 3 Stunden, in 30 m um 7 Stunden kürzer war als an der Oberfläche des Meeres, und daß etwa in 40 m die photographische Platte nur noch für wenige Minuten eine schwache Wirkung des Lichtes bewirkte, wie sie an Bord des Schiffes beim Sonnenaufgang auf der Platte des Kontrollapparates sich abzeichnete. Die Lichtmenge nimmt also äußerst schnell mit zunehmender Tiefe ab[1]), und es ist eigentlich erstaunlich, daß trotzdem noch die Planktonpflanzen bis 300 und selbst 400 m hinab zu assimilieren vermögen. Das Chromophyll, an dessen Gegenwart die Tätigkeit der CO_2-Assimilation gebunden ist, ist bald diffus im Zellkörper verteilt, wie bei den Schizophyceen, bald an besondere Organe die Chromophyllkörper gebunden wie bei allen übrigen Phytoplanktonten. Die Valdivia-Expedition hat zuerst die wichtige Entdeckung gemacht, daß im Ozean eine eigenartige Pflanzenwelt der lichtarmen Dämmerungszone zwischen etwa 80 und 400 m Tiefe sich ausgebildet hat, die

[1]) Schon in 1 m Tiefe ist nach Experimenten von Regnard $^1/_2$ der einfallenden Lichtmenge absorbiert.

vor allem durch das Vorherrschen großer, scheibenförmiger Diatomeen gekennzeichnet wird. Diese coscinodiscoiden Pflanzen bieten durch ihren flächenhaften, horizontal schwebenden Körper dem Lichte eine möglichst große Fläche dar, und die Chromatophoren sind dieser Fläche eng angelagert. Kragenartige Membranen, die den Rand der Diatomeen umgeben, sichern die Orientierung im Wasser, und Karsten[52], der die aus vielen Arten zusammengesetzte Schattenflora untersuchte, spricht die Vermutung aus, daß die mannigfach stukturierte Schalenfläche wie eine aus zahllosen kleinen Kondensorlinsen zusammengesetzte Fläche dazu dienen könnte, die auffallenden Lichtstrahlen zu sammeln und zu konzentrieren. Auf der Fahrt der Deutschland fand ich auch zwei Coccolithophoriden, die dieser Tiefenflora angehören, und dadurch der Lichtarmut sich angepaßt haben, daß die Schwebeapparate der Schale, die bei den verwandten Arten allseitig die Schale umgeben, auf einen Äquatorring beschränkt sind, und so ganz wie bei den Gossleriellen und Planktoniellen einen Schwimmgürtel bilden. Besonders interessant ist noch, daß bei der einen Art (Fig. 1) die Schale, die bei allen andern Coccolithophoriden kugelig ist, linsenförmig abgeflacht ist, so daß sie auch darin den Coscinodiscoideen sich nähert. In der gleichen Zone kamen ferner zwei Coscinodiscoide Diatomeen vor[64], die ihre Schwimmgürtel von Coccolithophoriden sich bauen lassen, die auf ihrem Gürtelbande sich ansiedeln. Die Schattenflora ist also sehr eigenartig gebaut und sehr deutlich der Lichtarmut ihres Wohnortes angepaßt.



Figur 1.

Kalkalge der Dämmerzone (100 m Tiefe; *Deutschlandia anthos* Lohm.); *sch.* linsenförmige Schale mit zungenförmigen Schwebcoccolithen (*coc.*) am Rande; *Z.* Zelle mit Kern (*k.*) und zwei Chromatophoren (*chr.*). (Vergr. 1:1200, nach dem Leben.)

Wie Schütt[91] zuerst die Beziehungen zwischen dem Schwebevermögen der Pflanzen und ihrem Bau dargelegt hat, so hat er auch zuerst den Einfluß gezeigt, den die besondere Art der Ernährung auf die Ausbildung der Planktonpflanzen hat. Licht und gelöste anorganische Nährstoffe sind in jeder Zone des Meeres annähernd oder sogar völlig gleichmäßig verteilt.

Sie brauchen also nicht aufgesucht zu werden. Es kommt nur darauf an, sie möglichst vollkommen auszunutzen, und das ist nur möglich, wenn jede Zelle für sich bleibt, von allen Seiten von dem als Nährlösung dienenden Wasser umspült wird, und bei farblos durchsichtigen Skeletten und Zellmembranen dem Lichte allseitig freien Zutritt gestattet. Jede Bildung kompakter Zellverbände würde einen Teil der Zellen und große Partien auch der peripher gelegenen Zellen von der direkten Berührung mit dem Wasser und dem Sonnenlicht ausschließen und die Ausnutzung dieser Nahrungsquellen herabsetzen. Es ergibt sich hieraus also ungezwungen, weshalb im Gegensatz zu den Pflanzen des Meeresbodens und des Landes alle Planktonpflanzen ausnahmslos einzellig sind[1]) und die Koloniebildungen, die unter ihnen vorkommen, sich auf Kettenbildung und die Formung locker gefügter, verästelter oder Hohlkugeln von Gallert bildender Verbände beschränkt. Es wir daher aus diesem Gesichtspunkte auch verständlich, weshalb die Planktonpflanzen nicht ein dem Wasser gleiches spezifisches Gewicht haben, sondern im allgemeinen etwas schwerer sind und zum sehr großen Teile sogar die Fähigkeit selbständiger Lokomotion besitzen. Denn es ist Grundbedingung für die im Wasser schwebenden Pflanzen, daß sie fortgesetzt mit frischem Wasser in Berührung kommen, dessen Nährstoffe sie noch nicht gebraucht und an das sie noch nicht ihre Ausscheidungsprodukte abgegeben haben. Von den vier großen Familien der Planktonpflanzen sind zwei mit Geißeln versehen (Peridineen und Chrysomonadinen), zwei ohne selbständige Bewegungsorgane (Diatomeen und Schizophyceen). Unter den ersteren finden wir sogar eine Reihe von Formen, die besondere lichtempfindliche Organe (Stigmata bei Pouchetia, Carteria, Eutreptia, Euglena im Meer; Glenodinium, Gymnodinium, Dinobryon im Süßwasser) besitzen, die ihnen ermöglichen, Gebiete aufzusuchen, in denen eine ihrem Gedeihen entsprechende Lichtintensität herrscht. Insofern solche Stigmata diesen Pflanzen dazu dienen, die Ausnutzung des Lichtes viel weiter zu treiben als die stigmenlosen Formen, ist also auch hierin eine durch die Ernährungsweise bedingte

---

[1]) Nathansohn[72] sucht die Einzelligkeit der Planktonpflanzen mit dem in steter Bewegung befindlichen Medium in Beziehung zu bringen, das keine Ausbildung größerer Gewebsverbände zuließe. Ich halte diese Erklärung für nicht richtig. Da die von Schütt erörterten fundamentalen Lebensbedingungen von vornherein jede Gewebsbildung hindern, so können die Strömungen des Wohnelementes gar keinen Einfluß mehr ausüben. Sie finden nichts vor, was sie hemmen könnten.

Organisation zu sehen. Im Süßwasser sind diese Stigmata bei den Planktonpflanzen viel weiter verbreitet als im Meere, und Schütt sieht wohl mit Recht die Ursache in dem viel größeren Wechsel zwischen Licht und Schatten, der in den Süßwasserbecken besteht. als in dem völlig schattenlosen, jedes Schlupfwinkels entbehrenden Meere.

Eine eigenartige Erscheinung unter den geißeltragenden Planktonpflanzen besteht darin, daß sie vorübergehend oder dauernd ihr Chromophyll verlieren. Damit werden sie unfähig, anorganische Stoffe zu assimilieren und müssen notwendig organische Verbindungen aufnehmen, so weit sie nicht während dieser Periode ruhen. In einzelnen Fällen soll die Aufnahme geformter Nahrung durch chromophyllose Peridineen beobachtet sein, und Dogiel[1]) hält diese animale Ernährungsweise sogar für sehr verbreitet unter den farblosen Peridineen. Er beschreibt die Defäkation der Ballen, in denen er Diatomeen- und Radiolarienreste nachweisen konnte. Die Aufnahme soll durch Plasma erfolgen, das aus der Geißelspalte austritt. Danach würden diese chromophyllosen Peridineen also keine Saprophyten sein, sondern sich von den Körpern anderer Organismen ganz nach Art der Protozoen ernähren. Mir selbst ist nie ein Nahrungsballen bei den zahlreichen Gymnodinien des Meeresplanktons, die ich in den Zentrifugenfängen fing, zu Gesicht gekommen; auch ist die Mehrzahl der farblosen Gymnodinien so klein, daß nur Bakterien und kleine Monadinen als Nahrung in Frage kommen könnten. Jedenfalls ist die Frage, wie diese Formen sich ernähren, von erheblicher Wichtigkeit, da die Zahl, in der sie am pflanzlichen Plankton sich beteiligen, recht bedeutend ist, und sie bei saprophytischer Ernährung auf die direkte Aufnahme der im Wasser vorhandenen Stoffwechselprodukte der übrigen Pflanzen und Tiere angewiesen wären. Ein Teil der Gymnodinien lebt ecto- und endoparasitisch an Planktontieren und entnimmt also seine Nahrung dem Körper ihrer Wirte.

Im Gegensatz zu den Pflanzen sind alle Tiere auf die Ernährung durch organische Nährstoffe angewiesen, und zwar nahm man bisher ganz allgemein an, daß diese in der Form von andern Pflanzen und Tieren oder deren festen Zerfallsprodukten aufgenommen werden. Diese „geformte Nahrung“, wie man sie im Gegensatz zu der flüssigen, gelösten Nahrung der Pflanzen und der von den Darmwänden resorbierten Verdauungssäfte nennen kann,

[1]) Mitteilungen Zool. Stat. Neapel, Bd. 18, 1906, p. 38 u. ff.

wird von dem Tier erbeutet und nun durch bestimmte vom Plasma ausgeschiedene Fermente in Lösung oder Emulsion übergeführt, so daß eine Resorption erfolgen kann, die dann eine Verteilung im ganzen Körper ermöglicht. Nur bei denjenigen Tieren, welche sich wie manche Darmparasiten von den Verdauungsresten anderer Tiere oder wie manche andere Parasiten von den Körpersäften ihrer Wirte nähren, kann dieser Vorgang der Verdauung fortfallen, da er ja bereits von dem Wirtstiere besorgt ist. In diesen Fällen fehlen dann aber auch die Verdauungsapparate oder zeigen die deutlichsten Kennzeichen der Rudimentierung. Die Apparate zur Erbeutung und zur Verdauung lebender und toter Organismen sind also das Kennzeichen der von geformter Nahrung lebenden Tiere. Bei den Parasiten erfahren diese Organe eine Reduktion und können ganz schwinden. Das sind Verhältnisse, die ganz allgemein für alle Tiere gelten, einerlei ob es sich um Tiere der Atmosphäre oder Hydrosphäre, des Benthos, Necton oder Plankton handelt. Sie stehen also ihrer geformten Nahrung nicht in gleicher Weise wie die Pflanzen gegenüber und statt Kleinheit und Einzelligkeit zu begünstigen, wird sogar der Vorteil einer gewissen Größe und der Ausbildung kräftiger Lokomotions- und weitreichender Sinnesorgane einen hochkomplizierten Körperbau, wie ihn nur die Metazoen entwickeln können, begünstigen. Wir sehen dementsprechend auch die Gewebstiere in großer Mannigfaltigkeit der Gestaltung und unter einem sehr starken Massenübergewicht (bei Laboes i. D. 7×, i. Min. 2×, i. Max. 13×) neben dem Protozoen auftreten, so daß ein fundamentaler Unterschied gegenüber den Planktonpflanzen sich ausgebildet hat.

Die Tiere des Planktons sind aber ihrer Nahrung gegenüber insofern in ganz besonders günstigen Verhältnissen, als sowohl die Pflanzen wie die Tiere, die ihnen zur Nahrung dienen, über weite Gebiete so gut wie gleichmäßig verteilt sind und nur in vertikaler Richtung auf kleinem Raume starke Änderungen in bezug auf Zahl und Art erfahren. Es steht also im allgemeinen allen Individuen einer Art in einer Tiefenzone und in einem Gebiete gleicher hydrographischer Verhältnisse die gleiche Nahrung zur Verfügung, und auch wenn die Individuen aus ihrem momentanen Niveau emporsteigen oder niedersinken, erfahren alle Individuen die gleiche Änderung der Ernährungsbedingungen. Es fehlen aber vollkommen die großen Dauerbestände von Pflanzensubstanz, wie sie in den Thallomen der Bodenpflanzen der Hydro-

sphäre und in den ausdauernden Kräutern, Büschen und Bäumen der Atmosphäre zu so hoher Entwicklung gelangen und einer Schar von Pflanzenfressern das Leben ermöglichen. Vielmehr ist hier die ganze Vegetation in einzelne, äußerst kurzlebige Zellen aufgelöst, die rasch durch Teilung sich vermehren, und in der ganzen produktiven Zone der Hydrosphäre zugleich mit den Planktontieren verteilt sind. Weder in der Größe noch in der Gestalt unterscheiden sich die Pflanzen wesentlich von den einzelligen Tieren, und so kommt es, daß im allgemeinen die Planktontiere unterschiedslos Pflanzen und Tiere der ihnen zusagenden Größenordnung verzehren und also gemischte Kost zu sich nehmen. Eine Ausnahme machen nur die eigentlichen Räuber, die unter den Tieren sich ihre Beute auslesen. Pflanzenfresser in dem Sinne wie auf dem Lande fehlen also unter den Panktonten, wenn auch in vielen Fällen die Protophyten im Wasser so überwiegen werden, daß in Wirklichkeit manche Tiere zeitweise nur Pflanzenkost erhalten. Aber das liegt dann nicht an einer Auswahl des Fressers, sondern an dem Überwiegen der Pflanzen im Wasser.

Versucht man die Planktontiere nach der Art der Nahrungsgewinnung in Gruppen zu sondern, so ergibt sich meiner Ansicht nach eine Einteilung in drei Gruppen als die natürlichste, die man als Taster, Sedimentierer und Jäger bezeichnen könnte.

Zu den Tastern stelle ich diejenigen Tiere, welche auf irgendeine Weise das Wasser auf Nahrung abtasten, während sie selbst in Ruhe bleiben. Fernsinne fehlen ihnen naturgemäß oder sind rückentwickelt.

Hierher gehören zunächst die Globigerinen und Radiolarien, die allseitig Pseudopodien in das Wasser entsenden und aus demselben Diatomeen, Peridineen und andere Pflanzen, aber auch so große Tiere wie Copepoden herausgreifen, durch ein Gift lähmen und nun entweder in ihren Körper hineinführen oder aber außerhalb desselben anverdauen und nur die Weichteile aufnehmen. Häcker (1908)[87] und Rhumbler[88] (1911) verdanken wir interessante Aufschlüsse über diese primitivste, aber wie es scheint sehr ergiebige Art der Nahrungsgewinnung.

Die Siphonophoren, welche wie Physalia, Velella, Porpita an der Oberfläche des Meeres treiben, tasten in ähnlicher Weise mit ihren Tentakeln das unter ihnen liegende Wasser ab; auch bei ihnen lähmen zum Teil äußerst heftige Gifte die Beute, die bei den Physalien aus Fischen bestehen kann; die Tentakel können eine

riesige Länge erreichen; so sollen bei Physalia 30 m lange Fangfäden beobachtet sein.

Bei flottierenden Mollusken (Janthina) und Crustaceen (Cirripedien) wird die Nahrung mit Haken und Borsten ertastet und erfaßt; eine Giftwirkung ist nicht bekannt. Bei der Veilchenschnecke ist die Radula, wie Simroth[93] nachgewiesen hat, durch Ausbildung langer Haken, bei den Rankenfüßlern sind die Extremitäten zu Greifapparaten ausgebildet, die fortgesetzt reflektorisch in das Wasser hineingreifen und wieder zurückgezogen werden. Bei Janthina ist außerdem die Schnauze rüsselartig verlängert. Die Tiere sind sehr gefräßig, sie verzehren ihresgleichen, Siphonophoren und Cirripedien. Eine Janthina, die ich beobachtete, erbrach zahllose Tentakeln von Porpiten.

Eine höhere Stufe des Nahrungserwerbes wird durch die Sedimentierer gebildet, welche das sie umgebende Wasser in strömende Bewegung setzen und aus demselben die Organismen niederschlagen. Das so gewonnene Sediment dient als Nahrung; Fernsinne sind meist niedrig entwickelt; Bewegung ist stets vorhanden und oft eine sehr energische und ausgiebige aber völlig ziellose, da sie nur die Aufgabe hat, eine Durchstreifung des Wassers zu gestatten. Bei den Appendicularien beschreibt die Bahn des Gehäuses z. B. eine Spirallinie; durch Verengerung oder Erweiterung der Windungen kann rasches oder langsames Vorschreiten, Wendung nach rechts, nach links usw. bedingt werden.

Am einfachsten ist[1]), soweit sich das bisher übersehen läßt, der Nahrungserwerb dieser Gruppe bei den thecosomen Pteropoden, welche während des Schwimmens durch Wimpern das Wasser über den Mundlappen zur Mundöffnung treiben, wo die Nahrungskörper, wohl weil das Wasser sich hier staut und die

[1]) Wahrscheinlich wird sich eine noch einfachere Form der Sedimentierung für eine Reihe von Tiefseeorganismen ergeben, die sich von dem niedersinkenden Detritus ernähren; doch würden noch weitere Untersuchungen anzustellen sein. Bei der Betrachtung der Pelagothuria ludwigi[24] und der Tuscarusa chuni[37] kam mir nämlich der Gedanke, ob nicht die weit ausgebreitete Oralfläche der Holothurie und die riesenhafte Gitterkugel, welche die 8 Tusarusen trägt, die Bedeutung haben, als Fangfläche für die niedersinkenden Organismenreste zu dienen. Hier würde also das Tier selbst oder ein von mehreren Individuen gebildetes Gerüst rein passiv den ihrer Schwere folgenden Nährstoffen sich in den Weg stellen und sie auffangen. Die zahlreichen Mundtentakel oder über das Gerüst sich ausspannende Pseudopodien würden dann von Zeit zu Zeit das Sediment einsammeln und seiner Bestimmung zuführen.

bewegende Kraft der Wimperschläge aufhört, sich ansammeln und aufgeschluckt werden.

Viele niedere Krebse (die meisten Cladoceren, viele Copepoden, die Nauplien der Cirripedien) besitzen an ihren Mundextremitäten reusenartige Borstenbesätze, durch welche bei der Fortbewegung des Tieres das Wasser getrieben wird. Dabei lagern sich die in ihm enthaltenen Organismen auf den Borsten ab, werden an die Mandibeln weitergegeben, verrieben und in den Darm gebracht. Chun[21] ist der erste gewesen, der diese Nahrungsgewinnung bei den Cirripediennauplien beschrieben und zugleich im Darm der Lepadiden-Larven Reste von Radiolarien, Globigerinen, Silicoflagellaten und Diatomenen nachgewiesen hat (1896, p. 90). Für die Copepoden haben Dakin 1908 und Lohmann 1909[1]) Nahrung und Nahrungserwerb aufgeklärt, wobei vor allem auch zahlreiche Coccolithophoriden und Peridineen gefunden wurden, während Woltereck 1909[102] das gleiche für Hyalodaphnia gelang, wobei er sogar in Kulturen die Cladoceren füttern und experimentell die Wirkung der Fütterung verfolgen konnte.

Pyrosomen, Salpen und Doliolen treiben fortgesetzt Wasser durch ihre enorm weite Kiemenhöhle, um nicht nur ihr Atembedürfnis zu decken, sondern zugleich auch sich selbst durch das Wasser hindurch zu bewegen. Aus dem strömenden Wasser aber werden durch Schleimfetzen, die die Endostyldrüse absondert und die durch Wimperbänder durch die Kiemenhöhle verteilt werden, die Schwebkörper festgehalten und in die Speiseröhre geführt. Hier ist also ein ganz eigenartiges Mittel zur Sedimentierung benutzt, das aber auch schon von Menschen angewandt ist, um kleine, mit den üblichen Netzen nicht fangbare Organismen aus dem Wasser zu erhalten. So berichtet J. Murray[71], daß die Coccolithophoriden während der Challenger-Expedition dadurch gefangen wurden, daß man die Planktonfänge, die weiter nicht verwertet werden sollten, des Nachts über stehen ließ und dann die Gallert der Radiolarien und anderer Planktonten mikroskopisch absuchte. Fol[2]) hat diese eigenartige Funktion des Endostyls für Doliolum 1872 experimentell nachgewiesen. Der Darm der Salpen ist wie der der Pteropoden seit alten Zeiten her eine Fundgrube für Skelette von Radiolarien, Diatomenen und Coccolithophoriden, daneben kommen auch Tintinnen und Copepodenhäute vor.

---

[1]) Internat. Revue Hydrobiol. Hydrograph. Bd. I, p. 772ff., 1908; Verhandlung. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1909, p. 234—236.

[2]) H. Fol, Appendiculaires de Messine, Genève, 1872.

Eine vierte wiederum abweichende Methode der Sedimentierung haben die Appendicularien [63, 67] ausgebildet. Ihre Kiemenhöhle ist ganz reduziert, der Endostyl klein und kurz und bei einer Gattung sogar völlig geschwunden; alle Rumpfmuskeln fehlen, so daß also kein kraftvoller und reicher Wasserstrom durch den Kiemenkorb geführt werden kann. Jedoch scheidet das Tier eine äußerst kompliziert aus Membranen und Gallertfäden zusammengesetzte Cuticula aus, die durch einen Häutungsprozeß von ihrer Matrix sich loslöst und in deren Hohlräume mit Hilfe des muskulösen Schwanzes Wasser eingetrieben wird. Dadurch bläht dieselbe sich zu einer vor dem Munde des Tieres hängenden Blase oder einem das ganze Tier umhüllenden Gehäuse auf, in denen ein feiner Reusenapparat oder Fangapparat aufgehängt ist. Durch diesen wird bei den Undulationen des Schwanzes fortgesetzt Wasser getrieben und filtriert und schließlich das Filtersediment von dem Tier aufgesogen und in den Darm geführt. Auch hier ist der Darm immer dicht mit Fäkalmasse gefüllt und das im Fangapparat gefangene Nahrungsmaterial so reichhaltig, daß es ein unübertroffenes Material für das Studium der Nannoplanktons abgibt.

Die dritte Gruppe ist die der Jäger. Diese stellt die höchsten Anforderungen an das Tier, das seine Beute einzeln erfaßt und verzehrt. Es muß also hoch entwickelte Fernsinne haben und imstande sein, rasch und zielmäßig sich zu bewegen. Hier sind vielleicht zwei Gruppen zu unterscheiden, die ich als Späher und Spürer unterscheiden möchte. Doch reicht meine persönliche Erfahrung nicht aus, um zu entscheiden, ob sie in der Natur sich als berechtigt erweisen wird.

Die letzteren sind in steter Bewegung und durchschwimmen ihr Jagdgebiet nach allen Richtungen; sie spüren die Beute auf. Ich würde unter anderem die Ctenophoren, Medusen, Polychaeten, gymnosomen Pteropoden, Cephalopoden und Jungfische hierher rechnen.

Die Späher dagegen stehen ruhig an einem Punkte, wechseln denselben plötzlich nach einiger Zeit und fahren so fort, bis sie Beute gefunden haben. In diese Gruppe würde ich die Sagitten, Schizopoden und Decapoden stellen.

Wir haben hier deutlich eine Stufenfolge von Modalitäten des Nahrungserwerbes vor uns. Die Taster stellen die primitivste Form dar, die Jäger die vollkommenste und dementsprechend ist auch die Größe des von dem Tier ausnutzbaren Lebensraumes bei den ersteren ein relativ kleiner, bei den letzteren

ein relativ sehr weiter[1]). Am beschränktesten ist er bei den Janthinen und Cirripedien, denen eine Eigenbewegung vollständig abgeht und bei denen die Greifapparate nur wenig über den Körperbezirk hinausreichen. Für die flottierenden Siphonophoren gilt im allgemeinen dasselbe, doch erweitern die Physalien ihren Fangbereich durch die langen Fangfäden so gewaltig, daß er 10—50 mal die Höhenausdehnung der Kolonie übertrifft. Aber erst die Globigerinen und vor allem die Radiolarien sind imstande, durch Auf- und Niedersteigen Räume auszunutzen, die um das hundert- und tausendfache den Bereich der Pseudopodien übertreffen. Die zum Teil höchst komplizierten Einrichtungen, welche diese Tiere besitzen, um solche Vertikalwanderungen auszuführen, sind durch die Untersuchungen Hertwigs, Dreyers, Brandts u. a. so genau untersucht, daß ich hier nur auf die Arbeiten dieser Forscher hinzuweisen brauche. Am vollkommensten sind sie bei den Radiolarien ausgebildet, wo CO_2-haltige Vakuolenflüssigkeit und kontraktile Apparate zur Ausdehnung und Kompression des extrakapsulären Zelleibes zu hoher Differenzierung gekommen sind. Über die Schnelligkeit dieser Vertikalbewegung liegen aber leider noch keine Beobachtungen vor. Für Globigerinen sind von Rhumbler nach den Ergebnissen der Planktonexpedition gleichfalls solche Wanderungen nachgewiesen; wir sind aber über die Mittel, welche dieselben hierzu verwenden, nicht genau unterrichtet, da unsere Kenntnis vom Bau der lebenden Globigerinen noch außerordentlich dürftig ist. Hier wäre noch ein reiches Feld für Untersuchungen gegeben.

Bei den Sedimentierern und den Jägern ist die Lokomotion ein wesentlicher Faktor für den Nahrungserwerb überhaupt; die Lokomotionsorgane erreichen bei beiden Gruppen daher eine starke, jedoch für jede einzelne Gruppe wieder eigenartige Entwickelung und bei den Jägern werden auch die Sinnesorgane, vor allem die Augen zu höchster Ausbildung gebracht. Wie groß der täglich ausnutzbare Raum für diese Tiere ist, läßt sich vorläufig nicht feststellen, da wir über die Wanderungen und die Ausgiebigkeit der Bewegungen der Planktonten noch sehr mangelhaft unterrichtet sind. Für Calanus finmarchicus hat Esterly (1911)[2]) an der kalifornischen Küste vertikale tägliche

[1]) Pütter hat als Lebensraum dasjenige Wasservolumen bezeichnet, das den täglichen Bedarf einer Organismenart an O_2 deckt. Dieser Raum ist selbstverständlich sehr viel kleiner als der hier besprochene, den man „Nährgebiet“ nennen könnte, worin zugleich ausgedrückt ist, daß der Planktont den Nährgehalt in keiner Weise erschöpft, sondern nur von ihm zehrt.

[2]) Internat. Revue Hydrob. Hydrogr. Bd. 4, p. 140f. 1911.

Wanderungen von 300 m Weite festgestellt; da die aufsteigende Wanderung des Abends beginnt und um Mitternacht im wesentlichen beendet erscheint, muß sie in höchstens 5—6 Stunden vollzogen werden, was eine Leistung von 1 m in der Minute verlangen würde; für einen großen, nicht näher bestimmten Copepoden (wahrscheinlich Euchaeta) fand ich im Mittelmeer eine Schnelligkeit des Emporsteigens von $1^3/_4$ Minuten für 1 m, während er im Sinken sogar $4^1/_2$—5 Minuten für die gleiche Strecke gebrauchte. Die Wanderung erscheint also als eine sehr schnelle und ausgiebige und auch bei der absteigenden Bewegung muß aktives Schwimmen beträchtlich mitgewirkt haben. Die einfachste Erklärung für derartige Wanderungen scheint mir die zu sein, daß die Tiere lichtscheu sind, daher am Tage in der Tiefe sich aufhalten und von den hier nur spärlich vorhandenen Nährmitteln sich nähren, mit dem Aufsteigen der Dunkelheit aber rapide in die an Nahrung reichen oberen Schichten emporsteigen, um sich hier vollzufressen und danach ebenso rapide wieder in die Tiefe zurückkehren. Es wären diese Wanderungen also tatsächlich Wanderungen nach reicherer Weide. Davon ganz verschieden sind die aufwärtssteigenden Bewegungen von Larven, die in der Tiefe schwebenden Eiern (von Velellen, Appendicularien usw.) entschlüpft sind und nun der Oberfläche zustreben. Für sie ist eine rein physikalische Bestimmung durch die Lichtwirkung zweifellos, während bei den Dämmer- und Nachttieren das Nahrungsbedürfnis ausschlaggebend sein dürfte.

Hensen hat 1890[41] sich mit Recht gegen die Auffassung gewandt, daß die ausgiebige Verwertung glasklarer, ja für menschliche Augen oft kaum wahrnehmbarer farbloser Gallertmassen und Gallertgewebe bei den Planktonten durchgehend als Schutzmittel anzusehen sei, und hat darauf hingewiesen, daß sie in vielen Fällen zweifellos nur Ausdruck des Hungerlebens ist, unter dem die Tiere der Hochsee offenbar zum großen Teile stehen. Das Gallertgewebe ist das billigste Material, das den Planktonten zum Aufbau ihrer Körper zur Verfügung steht und dabei doch den Vorteil bietet, fast jeden Konsistenzgrad von der weichen, leicht zerfließenden Gallert mancher Algen und Ctenophoren bis zu der knorpelharten Masse mancher Salpen und Pyrosomen zu gestatten und, wenn man von Borsten absieht, jede beliebige Gestaltung mit Leichtigkeit zuzulassen, ohne bei ihrem gewaltigen Wassergehalt das spezifische Gewicht des Organismus zu erhöhen. Andere Forscher, wie z. B. Chun[19, 21] und Simroth[93], betonen die außerordentliche Gefräßigkeit

der Planktontiere, die sich nicht nur in den fast stets dicht mit Nahrung gefüllten Verdauungsapparaten und der Menge der Fäkalien ausspricht, die man in den Planktonfängen findet, sondern auch ausdrückt in dem Verhalten der Tiere zueinander und zu den Pflanzen in den lebenden Fängen. Vor allem bemächtigen sich die Sagitten und craspedoten Medusen aller Beute, die sie bewältigen können, und selbst die so empfindlichen Appendicularien bilden neue Gehäuse und Gallertblasen und füllen ihren Darm mit Nannoplankton. Am auffälligsten aber tritt der Kampf um die geformte Nahrung in dem Bau der Tiefseekrebse hervor, deren Raubtiergestaltung uns in so anschaulicher Weise durch Chun's Untersuchungen im Mittelmeer und bei den Canaren klargelegt ist. Die langen Raubfüße, die enorm vergrößerten und in Front- und Seitenaugen getrennten Augen mit ihren speziellen Leuchtorganen, die zur Anlockung von Beute dienenden Leuchtorgane am übrigen Körper sind ebenso viele Apparate, die das Aufsuchen und Ergreifen anderer Tiere möglichst erleichtern. Bei den aberrantesten Formen erreichen die Augen einen Längsdurchmesser von $^1/_6$ der Körperlänge; sie werden nur noch übertroffen von den Augen gewisser Tiefseetintenfische, die an Volumen fast dem des ganzen Eingeweidesackes gleichkommen.

Wir sehen also, daß der Nahrungserwerb einen geradezu gewaltigen Einfluß auf die Gestaltung der Planktonpflanzen wie Planktontiere ausübt, und daß die verschiedene Ernährungsweise beider Organismengruppen gerade beim Plankton zum allerschärfsten Ausdruck im Körperbau kommt: die von der Sonnenenergie und gelösten Nährstoffen lebenden Pflanzen durchweg einzellig und meist sehr klein, mit farblosem Skelett und farblosem Plasma, aber farbigen Chromatophoren; die von anderen Organismen sich ernährenden Tiere durchgehend mit einem Körper, der dem Fange und der Verdauung dieser geformten Nahrung auf oft sehr komplizierte Weise angepaßt, bald einzellig, bald aus Geweben aufgebaut ist und durch die Gewebs- und Organbildung in weitestgehender Arbeitsteilung leistungsfähige Lokomotions- und Sinnesorgane wie bei den übrigen Bewohnern der Hydro- und Atmosphäre zur Ausbildung bringt.

Daß die Aufnahme geformter, aus anderen Organismen oder deren Leichen bestehender Nahrung für die nicht parasitisch lebenden Tiere von allergrößter Bedeutung ist, kann also nicht geleugnet werden. Die Ausgestaltung des Tierkörpers ist von den Protozoen an fortgesetzt von dem Zwange beherrscht worden, geformte Nahrung

zur Fristung des Lebens erwerben und verdauen zu müssen. Dennoch kann die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß eine Ernährung von Tieren auch allein durch in Lösung befindliche Nährstoffe, ohne Verdauung, stattfindet. Viele Endoparasiten führen den Beweis hierfür, und stets ist bei diesen Formen dann auch die Organisation des Körpers durch Rudimentation oder gänzlichen Fortfall aller jetzt unnütz gewordenen Organe umgeändert. Jedoch auch bei freilebenden Formen scheint dieser einfachere Modus der Ernährung vorzukommen.

Über die chlorophyllosen Planktonpflanzen wurde bereits oben gesprochen; da Aufnahme geformter Nahrung für sie nachgewiesen sein soll, können sie nicht als beweisend gelten. Es ist aber dringend eine genaue Nachprüfung nötig, da sie ihrer großen Zahl halber eine bedeutende Rolle im Stoffwechsel der Hydrosphäre spielen.

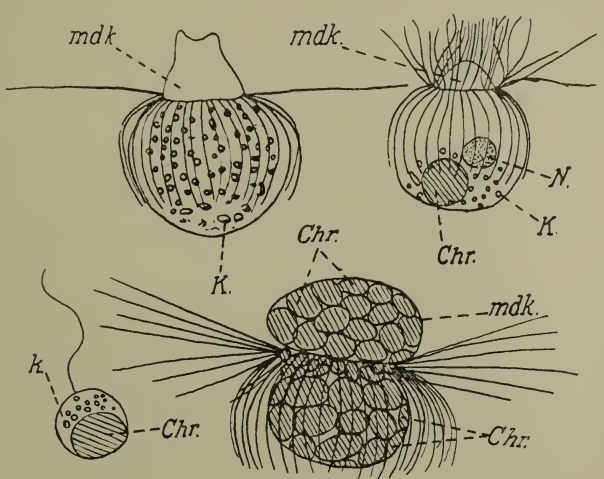
Dann leben im Körper und in den Gallertmassen zahlreicher Planktontiere, wie der Globigerinen, Radiolarien, vieler Coelenteraten und einiger Turbellarien, kleine Algen mit gelben, grünen oder auch rotbraunen Chromatophoren[9]. Dieselben kommen unter Umständen in enormer Zahl in einem Wirte vor und werden von demselben normalerweise nicht verdaut. Nach den zahlreichen Untersuchungen, die über diese Symbiose vorliegen, geben die Algen an ihren Wirt sicher ihren Sauerstoff ab, während sie selbst von ihm die Kohlensäure und stickstoffhaltige Exkrete als Nahrung empfangen. Es würde also im allgemeinen der Gewinn, den die Tiere von den Algen haben, recht gering sein und die Aufnahme und das Bedürfnis nach geformter Nahrung in keiner Weise von dieser Symbiose betroffen werden. Jedoch vermag Convoluta sicher ohne geformte von außen aufgenommene Nahrung zu leben[1]), wenn sie reich mit solchen Algen infiziert ist, und nach Brandt[2]) waren auch in älteren, mit gelben Algen reich durchsetzten Radiolarien keinerlei Reste anderer geformter Nahrung nachweisbar. Endlich hat Pütter 1911[84] durch Stoffwechseluntersuchungen an Actinien nachzuweisen gesucht, daß der Wirt von der Alge auch gelöste organische Nährstoffe erhält und von diesen unter Umständen seinen ganzen Stickstoffbedarf zu decken vermag. Wenn diese Resultate sich bestätigen, so würde man selbstverständlich auch für andere mit Algen in Symbiose lebende Tiere ein gleiches Verhältnis annehmen können. Es ist jedoch sehr auffällig, daß die Coelenteraten und, wie Rhumbler[88]

[1]) F. Keeble, Plant-Animals, Cambridge 1910.

[2]) K. Brandt, Die Kolonie bildenden Radiolarien, Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Monogr. 13, 1885.

hervorhebt, auch die Globigerinen, selbst bei reicher Besiedelung mit Algen, in unvermindertem Grade geformte Nahrung aufnehmen, während man doch erwarten sollte, daß diese Ernährungsweise nun aufhören würde. Diese Verhältnisse bedürfen also noch immer weiterer Prüfung.

Es kommt aber der zuletzt erwähnte Fall bei Planktonten ebenfalls vor. In der Flachsee bei Kiel tritt ein Mesodinium rubrum auf[61], das in der Jugend farblos ist und wie andere Arten einen weiten Mund besitzt, der auf einem Mundkegel sich öffnet (Fig. 2). Wachsen



Figur 2.

Mesodinium rubrum Lohm. (nach dem Leben); links oben junges Tier mit Mundöffnung und ohne symbiotische Algen (10—18 μ); rechts oben Tier nach Einwanderung der Alge (*Chr.*) und Schluß des Mundkegels (*mdk.*) (20 μ); links unten die Alge im freilebenden Zustande; rechts unten großes Tier mit zahlreichen Algen und mächtig ausgewachsenem Mundkegel (30—50 μ). — *N.* Kern, *K.* stark lichtbrechende Körper.

die Ciliaten aber heran, so treten zuerst in der Nähe des Kernes am hinteren Pol der Zelle kleine rote Plättchen auf, die rasch an Zahl zunehmen und sich der Innenfläche der Zellmembran anlegen; sie stellen die Chromatophoren kleiner Algen dar (Erythromonas haltericola), von denen bis zu 100 in einem Tiere leben können. Während dieser Ansiedelung der Algen schließt sich nun der Mund vollständig, der Mundkegel rundet sich ab und erreicht allmählich die Größe des ganzen übrigen Körpers, so daß die ganze Gestalt des Mesodiniums vollständig geändert wird, während die Cilien und Schweb- und Springborsten unverändert erhalten bleiben und in früherer Weise funktionieren. Das Tier kann dabei eine Größe von 50 μ erreichen. Hier hört also die Aufnahme geformter Nahrung

seitens des Wirtes auf, sobald die Symbiose beginnt; aber es wird auch der zur Aufnahme derselben dienende Mund rückgebildet. Ernährungsweise und Organisation stehen in voller Harmonie.

Neuerdings hat Keeble bei Convoluta (1910)[1]) festgestellt, daß die Turbellarien in der ersten Zeit ihrer Besiedelung mit Algen zunächst auch die animale Ernährung beibehalten, später aber völlig holophytisch leben, sich also ebenso wie Mesodinium rubrum verhalten. Zum Schluß zehrten sie in den Kulturen allerdings ihre Algen auf und starben ab.

Pütter[82, 83, 85] hat nun auf Grund vielfacher Versuche mit Wassertieren der verschiedensten Klassen die Hypothese aufgestellt, daß die Tiere nicht nur imstande sind, die gelösten organischen Stoffe aufzunehmen und im Stoffwechsel zu verwerten, die ihnen ihre Wirtstiere (bei Parasiten) oder symbiotische Algen liefern, sondern daß sie auch die von den frei im Wasser lebenden Algen an dieses abgegebenen Stoffwechselprodukte resorbieren und als Energiequelle im Stoffwechsel verwerten können. Ja, Pütter geht so weit, daß er in seinen ersten Veröffentlichungen (1907) dieser bisher gänzlich außer acht gelassenen Nahrungsquelle den bei weitem wichtigsten Anteil am tierischen Stoffwechsel des Wassers zuschrieb. Die geformte Nahrung, die bis dahin als die einzige Nahrungsquelle der Tiere angesehen war, sollte nur einen „sehr geringen Teil des Stoffwechsels decken".

Er stützt seine Ansicht darauf, daß die geformte Nahrung, welche den Tieren des Wassers zur Verfügung steht, völlig unzureichend ist, um den Nahrungsbedarf zu decken. Die Berechtigung dieser Behauptung wird später bei der Erörterung des Bevölkerungsproblems untersucht werden; hier handelt es sich nur um die Frage, ob die Gestaltung der Planktonorganismen irgendeinen Einfluß einer solchen Notwendigkeit, große Mengen gelöster Nährstoffe aufzunehmen, erkennen läßt. Reichen die geformten Nährstoffe nicht aus, so muß natürlich ungeformte Nahrung den Bedarf decken, und und da können nach Pütter nur „lösliche Kohlenstoffverbindungen" in Frage kommen, die im Meere in einer vielfach größeren Menge vorhanden sind als die gleichzeitig vorhandene geformte Nahrung enthält[2]). Diese Verbindungen leitet Pütter, da bei dem geringen

[1]) Plant-Animals, Cambridge Manuals Science and Literature, 1910.

[2]) Pütter berechnet nach den Bestimmungen aus dem Christianiafjord (Gran und Nathansohn) und aus der Kieler Bucht (Raben, Lohmann), daß der

Einfluß der Küste auf das Meer eine nennenswerte Zufuhr vom Lande ausgeschlossen erscheint, von dem Stoffwechsel der Planktonpflanzen ab. Sie müssen daher überall in der Produktionszone des Meeres vorhanden sein und durch die Zirkulation des Meerwassers und durch Diffusion auch in die Tiefsee verbreitet werden, so daß allen Meerestieren diese ergiebige Nahrungsquelle zur Verfügung stände.

Wie verhält es sich nun mit den Anpassungen der Organisation an diese Ernährungsweise? In doppelter Hinsicht wären solche zu erwarten. Einmal könnten die resorbierenden Oberflächen der Tiere besonders vergrößert werden; es scheint aber, daß überall die das Atembedürfnis befriedigenden Flächen zugleich auch den etwaigen Ansprüchen der Aufnahme gelöster Nahrung genügen; vor allem macht sich im Gegensatz zu den Planktonpflanzen keine derartige Bevorzugung der Einzelligkeit geltend; vielmehr besitzen die Protozoen trotz ihrer Kleinheit durchschnittlich eine nur 25—75 mal größere Individuenzahl als die Gewebstiere und die letzteren übertreffen die Protozoen sowohl an Masse wie an Mannigfaltigkeit der Organisation und Bedeutung im Stoffwechsel des Meeres erheblich. Das ist aber umso bemerkenswerter, als die dritte biologische Organismengruppe, die Bakterien, entsprechend ihrer Ernährung durch gelöste Nährstoffe ebenfalls wie die Pflanzen nur aus einzelligen und meist sehr kleinen Individuen gebildet wird.

Auf der andern Seite könnte eine Reduktion oder ein völliger Schwund der Fangapparate und Verdauungsapparate eintreten, da die Aufnahme geformter Nahrung ja ganz bedeutungslos sein soll. Aber auch das ist merkwürdigerweise fast nirgends der Fall. Nur dürfen wir nicht den Fehler begehen und die für den Stoffwechsel bedeutungslosen Gallertgewebe als vollwertige lebendige Substanz betrachten. Tut man das letztere, dann erscheint natürlich der Darm einer Salpe oder der Gastrovaskularapparat einer Meduse viel zu winzig für den Riesenkörper; scheiden wir aber in Gedanken die die Gallert durchsetzende Wassermasse aus, so verliert sich dies Mißverhältnis zwischen Darmapparat und Körpermasse vollständig.

Pütter hat endlich versucht nachzuweisen, daß eine Reihe von Tieren besondere Apparate besäße, um die

---

organisch gebundene Kohlenstoff im Meer 260mal und der organisch gebundene Stickstoff 23mal die Menge der gleichen Stoffe, soweit sie im Plankton einer gleichen Wassermasse enthalten sind, übertreffen. Das ist also ein außerordentlich hoher Überschuß der im Wasser vorhandenen, gelösten Verbindungen. (1909, p. 107.)

geformte Nahrung fernzuhalten[83] und nur das Wasser mit seinen gelösten Nährstoffen dem Körper zuzuführen. Ein solcher Schutz- oder Abwehrapparat soll das Gehäuse der Appendicularien sein, und er stellt es auf eine Stufe mit den Tentakeln der Oktokorallen, die gleichfalls geformte Nahrung vom Gastrovaskularaum der Kolonie fernhalten sollen. Diese Deutung ist eine so irrige, daß es sich gar nicht lohnen würde, auf sie näher einzugehen, wenn sie Pütter nicht in seiner vergleichenden Physiologie[85] wiederholt und sogar durch die Abbildung des Gehäuses noch zu illustrieren versucht hätte.

In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Ohne Pütter's Schutzapparat sind die Oikopleuren überhaupt nicht imstande, geformte Nahrung in irgend nennenswerter Menge aufzunehmen; das verhindert die Kleinheit ihrer Kiemenhöhle, die Geringfügigkeit des Atemstromes, die Kleinheit der Endostyldrüse und die enge Mundspalte. Natürlich würde das Atemwasser auch geformte Partikel mit sich führen; dies würden aber nur kleinste Formen sein können und stets nur so wenige, daß von einer Füllung des Darmes gar keine Rede sein könnte. Es ist also ohne weiteres klar, daß ein besonderer Schutzapparat überhaupt gar keinen Zweck haben kann, er wäre vollständig unnötig! Käme es darauf an, Plankton oder Detritus von den Appendicularien fernzuhalten, so hätte die Natur zunächst allen Appendicularien den Fangapparat nehmen und ihnen nur einfache Schwebapparate, wie sie viele Fritillarien in ihrem breiten, gallertigen Rumpfe und ihrer breiten Schwanzflosse besitzen, geben müssen. Wenn man *Fritillaria gracilis* den Fangapparat fortnähme, so hätte man ein solches Pütter-sches Appendicularien-Ideal. Da nun aber der Fangapparat das wesentliche Charakteristikum aller Appendicularien ist, durch dessen Dasein der Bau dieser Klasse bis ins einzelnste hinein bestimmt und beherrscht wird, so würde damit das Dasein dieser wichtigen Gruppe von Planktontieren als völlig unerklärlich nachgewiesen sein.

Ein Schutzapparat gegen geformte Nahrung ist der Fangapparat der Appendicularien also unter keinen Umständen. Dieser Deutungsversuch Pütter's ist völlig verfehlt. Was leistet er nun aber den Copelaten für einen notwendigen und so über alle Maßen bedeutungsvollen Dienst, daß die ganze Körperbildung der Klasse und die Sonderung der Familien, Gattungen und selbst Arten ganz und gar von seiner Ausbildung hat beherrscht werden können? Dieser Dienst ist kein anderer, als daß der Fangapparat die Tiere

in den Stand setzt, eine vielfach größere Wassermasse, als sie der kleine Kiemenkorb bewältigen kann, mit Hilfe ihres mächtig entwickelten und zu diesem Zwecke vom Rumpfe abgeknickten und um 90° gegen die Medianebene gedrehten Schwanzes durch eine kutikulare, außerhalb des Körpers gelegene Reuse zu treiben und die in diesem Wasser enthaltene und ihrer Mundöffnung der Größe nach zugängige geformte Nahrung dem Verdauungsapparat zuzuführen. Der Eingang zur Reuse hat bei *Oikopleura albicans* eine etwa 30mal größere Öffnung als der Mund dieser Art, und da das Wasser unter Druck durch die Reuse getrieben wird, wird der sie durchsetzende Strom den nur durch Cilien getriebenen Atemstrom gewaltig an Umfang übertreffen. Bei anderen Arten aber ist das Übergewicht des Reusenstromes über den Atemstrom noch viel größer. Es sammeln sich daher, sobald der Schwanz den Filtrationsstrom in Bewegung setzt, rasch die geformten Bestandteile des Wassers in der Reuse und vor allem vor dem Eintritt in die Reuse an, so daß der unmittelbar vor dem Munde des Tieres gelegene unpaare Abschnitt des Fangapparates immer dichter und dichter mit Nannoplankton sich füllt. Durch das Mundrohr des Fangapparates schlürft das Tier von Zeit zu Zeit diesen konzentrierten Fang auf, so daß sich der Magen und Darm schnell mit ihm füllt. Der Fangapparat allein setzt die Appendicularie also in den Stand, die für sie geeignete geformte Nahrung in ausreichender Menge schnell und sicher dem Wasser zu entziehen und dem Verdauungsapparat zuzuführen. Dieselbe Arbeit, die bei den übrigen Tunicaten die Rumpfmuskulatur, der kolossal erweiterte Kiemenkorb und der mächtig entwickelte Endostyl besorgen, leisten bei den Copelaten Schwanz und Fangapparat. Es muß also die Gewinnung dieser geformten Nahrung, mag sie nun den Gesamtstoffwechsel decken oder nicht, unter allen Umständen von entscheidender Bedeutung für die Copelaten sein. Daß in den Reusengängen Fangmasse liegen bleibt, die vom Tiere nicht abgeschlürft werden kann und bei reichem Gehalt des Wassers an Plankton oder Detritus sogar zur Verstopfung der Reuse führen kann, ist eine notwendige Folge der Mechanik des Filtrationsvorganges, die auch bei den Filtrationsapparaten der Menschen keineswegs immer zu vermeiden ist; ebenso ist es unvermeidlich, daß ein großer Teil auch des noch brauchbaren Fanges verloren geht, wenn das Tier bei plötzlicher Gefahr den Fangapparat im Stich lassen muß. Diese Fehlerquellen ändern an der Bedeutung des Fangapparates selbstverständlich nicht das geringste.

Lehrreich ist auch ein Vergleich der Appendicularien und Bartenwale, wenn er nicht in der falschen Weise Pütter's durchgeführt wird. Berechnet man nämlich den Raum, den der Reusenapparat (also nur $^1/_2$ des ganzen Fangapparates!) von *Oikopleura albicans* einnimmt, so ist derselbe $1^1/_2$mal größer als das Volumen des ganzen Tieres (Rumpf und Schwanz) und 45mal größer als der Inhalt der Kiemenhöhle. Bei *Balaena mysticetus* dagegen würde die Mundhöhle allerhöchstens $^1/_2$ des Körpervolumens ausmachen. Bei den Bartenwalen ist der Verdauungsapparat nach Pütter stets mit dem Filterrückstand erfüllt; genau dasselbe ist bei den Appendicularien der Fall. Ja es sind hier sogar bei den gehäusebildenden Arten Vorkehrungen am Darm getroffen, um die Menge des Kotes, die er fassen kann, möglichst zu steigern, weil diese Kotmassen im Gehäuse hinderlich sind. So ist bei *Appendicularia* der Enddarm zu einem kolossalen Sacke erweitert, der in gefülltem Zustande 50 Fäkalballen zu fassen vermag und fast die Hälfte des ganzen Rumpfes einnimmt. Einen leeren Darm findet man nur bei solchen Individuen, die zurzeit keinen funktionsfähigen Fangapparat besitzen, und Experimente mit Karminpulver zeigen, daß bei ihnen auch die Endostyldrüse keinen Schleim sezerniert. Man wird daher annehmen müssen, daß während der Neubildung von Gehäuse- und Fangapparat-Substanz durch das Oikoplastenepithel die Endostyldrüse ruht und umgekehrt während der Schleimabsonderung die Tätigkeit der Oikoplasten stille steht.

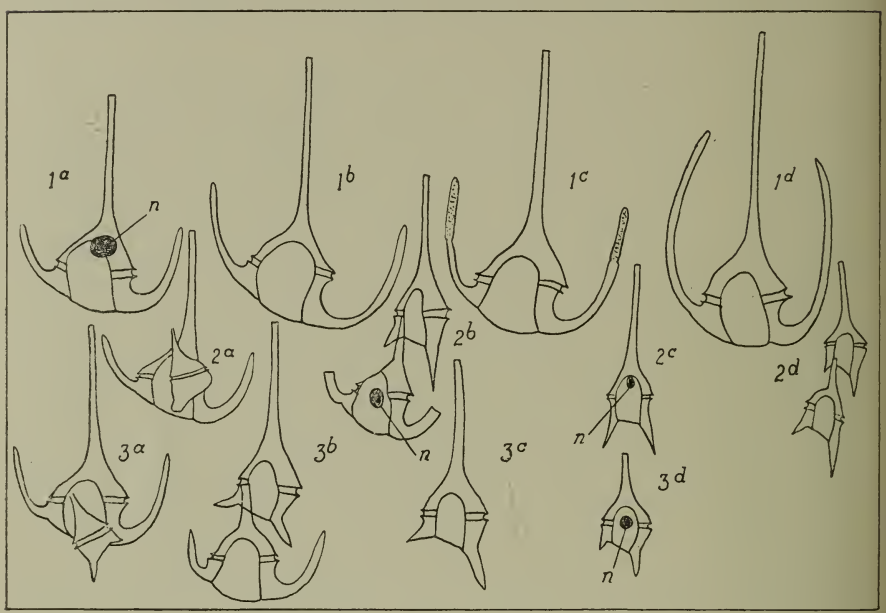
So kommen wir also zu dem Ergebnis, daß für die Gestaltung der Planktontiere ausschließlich das Bedürfnis nach geformter Nahrung maßgebend gewesen ist und geradezu einen beherrschenden Einfluß auf die Ausbildung des Körpers ausgeübt hat, sich dagegen nur in ganz wenigen Fällen eine spezielle Anpassung an die Aufnahme gelöster Nährstoffe nachweisen läßt, die für die allgemeine Organisation der Planktontiere völlig bedeutungslos sind. Umgekehrt zeigt sich der Bau der Planktonpflanzen, neben seiner Anpassung an die Verwertung des Sonnenlichtes, beherrscht von der Notwendigkeit der Aufnahme gelöster Nährstoffe.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über die auf Stammeserhaltung zielenden Anpassungen der Plantonorganismen, die gleichfalls erst in sehr geringem Umfange unter diesem biologischen Gesichtspunkte erforscht sind. Solange keine Variation oder Artenumbildung erfordert wird, handelt es sich hierbei ledig-

lich um die Produktion einer hinreichenden Nachkommenschaft und die möglichste Herabminderung der dieselbe während ihrer Entwicklung treffenden Vernichtung. Hierauf soll nicht weiter eingegangen werden; ich will nur hinweisen auf die von Gran[33] und Karsten[52] beschriebenen Ruhestadien der Hochseediatomeen, die den Dauersporen der Küstenformen biologisch vergleichbar als „Schwebesporen" in die Tiefe sinken, und auf die von Chun bei den Ctenophoren entdeckte Dissogonie[20], durch welche diesen Tieren eine enorme Steigerung der Produktion während der warmen Jahreszeit ermöglicht wird.

Das Vermögen, in Varietäten- und Artbildung einzutreten, wenn die Erhaltung der Stammesfolge es erfordert, ist in den verschiedenen Gruppen der Planktonorganismen ebenso verschieden wie in anderen Lebensgemeinschaften; das zeigt der Grad der individuellen Variabilität. Neben Formen, die sehr stark variieren, wie den Radiolarien, Tintinnen und Rotatorien, finden sich wieder andere, bei denen eine geradezu staunenswerte Konstanz aller Charaktere herrscht, wie die Appendicularien. Im allgemeinen erhält man aber den Eindruck, daß das Maß der Variation erheblich geringer ist als bei den benthonischen Organismen des Wassers und der Luft, wie das auch der Gleichförmigkeit der Existenzbedingungen entsprechen würde. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß ein sehr großer Teil derjenigen Variationserscheinungen, die man früher als fluktuierend ansah, sich seit Wesenberg-Lund's[100] hervorragenden Untersuchungen als eine Form bestimmt gerichteter Variationen herausgestellt hat, die man seitdem als Temporalvariationen zusammenfaßt, obwohl es bisher nicht gelungen ist, sie auf eine einheitliche Ursache zurückzuführen. Im Süßwasser sind sie bei Diatomeen, Peridineen, Rotatorien und Cladoceren außerordentlich verbreitet und äußern sich darin, daß zu bestimmter Jahreszeit die Gestalt der einander folgenden Generationen sich ändert, indem sie größer, länger oder aber breiter werden und bestimmte Körper- und Skelettfortsätze sich verlängern oder verkürzen. Wesenberg-Lund sah in dieser Gestaltänderung eine Anpassung des Planktonorganismus an die mit der Temperatur sich ändernde Tragfähigkeit des Wassers, Woltereck[102] wies jedoch nach, daß sie bei Cladoceren von der Ernährung abhängig ist, und Dieffenbach[26] zeigte dasselbe für Rotatorien. Dazu kommt ein großer Wechsel im Ablauf der Variation und ihrer Stärke nach den verschiedenen Wasserbecken, so daß die Bedingungen, von denen ihr Auftreten abhängt, ent-

schieden viel verwickelter sind, als man angenommen hat. Im Meer kommen sie gleichfalls vor und sind vielleicht auch hier allgemein verbreitet. Sicher nachgewiesen sind sie aber bis jetzt nur für das *Ceratium tripos* der westlichen Ostsee. Da es dringend erwünscht ist, auf solche bestimmt gerichtete Variationen im Meeresplankton genau zu achten und sie möglichst scharf von den Erscheinungen der fluktuierenden Variation und des



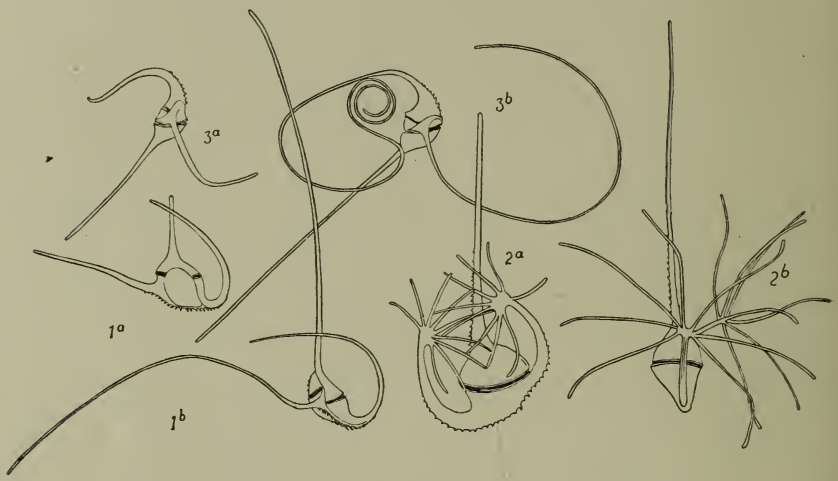
Figur 3.

Ceratium tripos balticum Schütt. (nach Lohmann und Apstein): *1a* typische Form; *1b—1d* Temporalvariation mit langen Hinterhörnern (*f. pendula*); *2a—d* Bildung der *f. lineata*, *2a* durch Knospung (Apstein), *2b* durch Teilung der von *1a* durch Teilung gebildeten *f. truncata*; *3a—d* Bildung der *f. lata*, *3a* durch Knospung (Apstein), *3b* durch Teilung direkt von *1a*. — *n* Kern, um die verschiedene Größe bei *f. typica* und *pendula* (*1a*), *truncata* (*2b*), *lineata* (*2c*) und *lata* (*3d*) zu zeigen. — Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat gezeichnet.

mit der Fortpflanzung verknüpften Polymorphismus zu unterscheiden, stelle ich die hier von Apstein[2] und mir[61] unterschiedenen Formen von *Ceratium tripos balticum* zusammen: es sind drei Reihen von Nebenformen, die vom Typus (1^a) aus zur Entwicklung kommen. Als Temporalvariation kann von ihnen aber nur die Reihe 1^{a-d} bezeichnet werden, deren Rumpf dem Typus an Größe und Form gleicht, deren Hörner aber bedeutend verlängert und eigenartig gebogen sind. Sie ist im Dezember und

Januar am zahlreichsten, fehlt im Juli und August, und ist in den übrigen Monaten selten. Wie bei den Temporalvariationen anderer Planktonten handelt es sich hier um eine stärkere Entwicklung der Körperanhänge, die zu bestimmter Jahreszeit beginnt, im Winter ihr Maximum erreicht und dann wieder zurückgeht. Zur Zeit des Maximums ist sie doppelt so zahlreich wie die typische Form, die im August kulminiert, wenn die Temporalvariation *(forma pendula)* geschwunden ist. Mit der Tragfähigkeit des Wassers kann ihr Auftreten nicht in Beziehung gebracht werden, da diese gerade im Winter am höchsten ist (86—96 gegenüber 64—66 im Sommer). Dagegen haben die beiden anderen Reihen nichts mit Temporalvariation zu tun, sondern sind lediglich Polymorphismen, die mit der Vermehrung im Zusammenhang stehen; sie sind von vornherein dadurch charakterisiert, daß die aberranten Formen kleiner als der Typus und die Hörner ganz kurz sind. Entweder entstehen sie als kleine Knospen an der ungeteilt bleibenden Mutterzelle (2^{a}, 3^{b}), und dann kann in kürzester Zeit eine große Zahl neuer Zwergformen gebildet werden, oder aber es erfolgt eine gewöhnliche Teilung, bei der aber das sich neu bildende Hinterende in ganz abweichender Weise sich gestaltet, so daß keine homomorphen, sondern heteromorphe Ketten entstehen. Das Entscheidende aber ist, daß hierbei stets zwei verschiedene Formreihen auftreten (2^{a-d} und 3^{a-d}), die sich nach Panzerstruktur, Größe und Gestalt von Rumpf und Hörnern und durch die Größe des Kernes scharf unterscheiden (*forma lata* 3^{d}, *forma lineata* 2^{c-d}). Beide Reihen treten gleichzeitig im Hochsommer und Herbst (August bis November) auf, wenn die typische Form kulminiert. Eine Rückkehr dieser kleinen furca-ähnlichen Formen zu dem Typus erfolgt nicht; es spricht alles dafür, daß eine Konjugation von *f. lineata* und *lata* erfolgt; dieselbe ist aber noch nicht beobachtet. Zwischen den Typus und die forma lineata schiebt sich noch ein Stadium mit kurzen, normal gerichteten, aber glatt abgeschnittenen Hinterhörnern ein, wodurch der Unterschied beider Reihen noch weiter gesteigert wird. Auch auf der Hochsee und auch bei anderen *Ceratium*-Arten[56] sind heteromorphe Ketten beobachtet, so daß analoge Erscheinungen wahrscheinlich bei vielen Ceratien, wenn nicht gar bei allen Spezies vorkommen; es ist aber bei keiner anderen Art bisher gelungen, Temporalvariationen und Fortpflanzungspolymorphismus von einander zu trennen, was selbstverständlich nötig ist, wenn man Klarheit über den Formenreichtum einer einzelnen Art erreichen will.

Durch Karsten's[52] Bearbeitung der Protophyten des Valdivia-Planktons ist uns eine zweite Form bestimmt gerichteter Variation bei Peridineen und Diatomeen bekannt geworden, die man der Temporalvariation gegenüber als Localvariation wird bezeichnen können. Sie besteht in charakteristischen Unterschieden gewisser Planktonpflanzen des Indischen Ozeans von den gleichen Pflanzenarten des Ostatlantischen Ozeans, indem die ersteren ganz allgemein ihre Schwebapparate weit stärker entwickeln als die letzteren. Beistehende Figur zeigt drei *Ceratium*-Formen; die drei mit a be-



Figur 4.

Drei *Ceratium*-Formen aus dem Indischen und Ostatlantischen Ozeanbecken (nach Karsten). Mit *a* sind die ostatlantischen, mit *b* die indischen Exemplare bezeichnet. *1 a—b Ceratium reticulatum* Pouchet, var. *contorta* Gourret, *2 a—b Ceratium palmatum* Schröder; *3 a—b Ceratium reticulatum* Pouchet, var. *spiralis* Kofoid. — *1* und *3* 125×, *2* 250× vergrößert.

zeichneten Exemplare wurden im Atlantischen, die mit b bezeichneten im Indischen Ozean gefunden. Karsten sieht die Ursache in dem bestimmenden Einfluß der geringeren Wasserdichte des Indischen Tropenwassers (1,021—1,022 gegenüber 1,023) und der größeren Konstanz der Lebensbedingungen im letzteren, die die Schwebgürtel der *Planktoniella* und die Schwebhörner der Ceratien von Generation zu Generation in gleicher Richtung sich weiter ausbilden läßt, während unter dem häufigen Dichtigkeitswechsel des ostatlantischen Wassers diese Stetigkeit fehlt.

Endlich hat Haecker[37] bei Radiolarien ganz ähnliche Unterschiede innerhalb einer Art bei den Individuen der oberen und tieferen Wasserschichten nachgewiesen, indem die Bewohner der kalten Tiefen ein schwereres Skelett mit weniger entwickelten

Schwebfortsätzen besaßen als die Oberflächenbewohner (z. B. *Challengeron willemoesii*).

Solche bestimmt gerichteten, zeitlich, geographisch oder vertikal gebundenen Variationen werden sich bei genauerem Studium wahrscheinlich in allen gestaltenreichen Gruppen von Planktonorganismen in großer Zahl nachweisen lassen und nicht nur auf die Schwebeanpassungen beschränkt sein. Ihre Untersuchung ist sehr wichtig, um leitende Gesichtspunkte in die Durcharbeitung der erstaunlichen Formenmannigfaltigkeit der Planktonten zu bringen.

Die Artenbildung steht bei den Planktonten unter ganz eigenartigen Bedingungen, so daß es von vornherein als eine der lohnendsten Aufgaben erscheinen muß, ihr im einzelnen nachzugehen. Nirgends sonst leben Organismen unter so einförmigen Existenzbedingungen wie sie auf hoher See, vor allem in den Tropen, gegeben sind; in horizontaler Richtung sind Belichtung, Temperatur, Salzgehalt, Gehalt an Gasen und gelösten Stoffen auf außerordentlich weite Strecken hin völlig gleich und nur in vertikaler Richtung tritt eine schnelle Änderung ein, die indessen wieder überall in gleicher Richtung und gleicher Stärke erfolgt. In den größeren Tiefen ist aber auch dieser Wechsel sehr gering und die planktonische Tiefsee bietet nahezu von Pol zu Pol in allen Ozeanen die gleichen Existenzbedingungen. Dennoch bringt jeder Netzzug aus den Tropen eine solche Fülle verschiedener Pflanzen- und Tierarten, daß ihre restlose systematische Durcharbeitung eine äußerst mühevolle und langdauernde Arbeit sein würde. Als die Fänge der Planktonexpedition statistisch verarbeitet wurden, ergaben sich nicht weniger als 800 verschiedene Formgruppen, die bei den Zählungen unterschieden waren, und im Tropengebiet kamen auf einen einzigen Fang aus 200—0 m Tiefe 300 solche Gruppen[42]. Diese Gruppen entsprachen naturgemäß nur in den seltensten Fällen, z. B. bei einigen Copepoden und Peridineen, einzelnen Arten, sondern umfaßten meist ganze Gattungen, Familien und selbst Ordnungen. Wie hat sich diese erstaunliche Mannigfaltigkeit an Formen bilden können, obwohl die äußeren Existenzbedingungen, unter denen sie leben, von einer so erdrückenden Einförmigkeit sind? Diese Frage ist um so berechtigter, als diese Lebensbedingungen bereits seit langen geologischen Zeiträumen sich unverändert erhalten haben und speziell für die warmen Meeresgebiete wahrscheinlich bis in die ältesten Zeiten des Meereslebens hinein überhaupt nicht wesentliche Änderungen erlitten haben.

Eine räumliche Isolierung ist, von den beiden Polargebieten abgesehen, nur in ganz beschränktem Umfange möglich. So ist das Indo-pazifische Warmwassergebiet von dem Atlantischen Warmwassergebiet durch kalte Ströme an den Südspitzen der sie trennenden Kontinente geschieden. Es ist also von vornherein ausgeschlossen, die Mannigfaltigkeit durch Isolierung und durch Anpassung an verschiedene Existenzbedingungen zu erklären, und damit tritt die Bedeutung der in den Organismen selbst liegenden Faktoren der Formbildung hier ganz besonders in den Vordergrund.

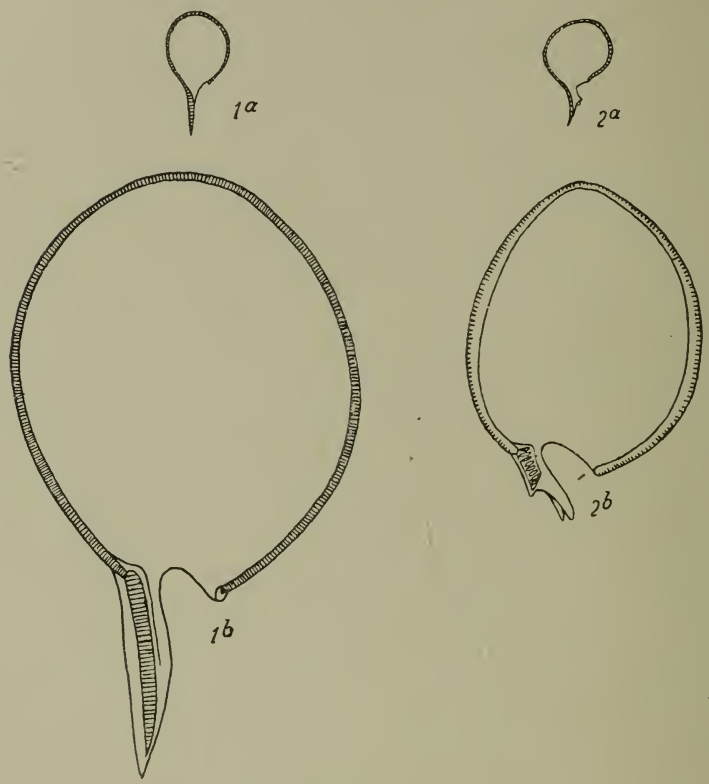
Dadurch bekommt aber das natürliche System der Planktonorganismen ein ganz besonderes Interesse, indem es möglich sein muß, hier reiner als bei irgendwelchen andern Lebewesen aus demselben abzulesen, welche Bedürfnisse ausschlaggebende Bedeutung für die Herausbildung der verschiedenen Gruppen gehabt haben. Deshalb würde eine Bearbeitung, wie sie Rhumbler[88] für die gesamten Foraminiferen durchgeführt hat, sich ganz besonders für die Planktonten empfehlen. Statt ganz abstrakt die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten einer Familie oder Klasse festzustellen, untersucht Rhumbler, welche Bedeutung für das Leben der betreffenden Organismen die Änderungen haben müssen, durch welche die Arten sich auseinander entwickelt haben und findet, daß bei den Foraminiferen eine Festigkeitsauslese die ganze Stammesentwicklung beherrscht. Für einen großen Teil der Radiolarien scheint nach Haecker's[37] Arbeiten das gleiche der Fall zu sein, während bei den Appendicularien der Nahrungserwerb ausschlaggebende Bedeutung gehabt hat. Durch eine derartige Behandlung gewinnt die Systematik ein ganz anderes Leben, weil sie uns nun lehren kann, in welcher Weise die Lebensmaschine während der Stammesentwicklung umgeändert wurde und welchen Effekt diese Änderung auf die Leistung der Maschine und infolgedessen auf das Leben des Organismus hatte. Die Arten aber erscheinen dann als Ausdruck der verschiedenen technischen Möglichkeiten, die dem Leben innerhalb jeder einzelnen Gruppe bis jetzt zur Verfügung standen, um unter den einförmigen Existenzbedingungen sich möglichst fest zu behaupten.

Bei einer solchen biologischen Betrachtung der systematischen Gruppen fällt nun sofort in die Augen, daß diejenigen Arten, welche die größte Volksstärke besitzen, in vielen Fällen ihrem Baue nach zu den einfachsten Formen gehören, während die morphologisch am meisten differenzierten Arten einen ganz geringen Volksbestand haben. So bildeten

Oithona und *Oncaea* während der Plankton-Expedition über 62% aller Copepoden im Fahrtgebiet[43] und unter den Coccolithophoriden[64] kamen während der Fahrt der Deutschland auf die eine Art: *Pontosphaera huxleyi* nicht weniger als 71% aller Individuen, während die 29 anderen Arten sich auf die übrigen 29% verteilten. Nun besitzt *P. huxleyi* einen ganz primitiven Schalenbau ohne irgendwelche speziellen Schwebanpassungen, während die im Bau der Schale am weitesten differenzierten und mit besonderen Schwebfortsätzen versehenen Arten nicht mehr als 4% der Volksmenge bildeten! Desgleichen ist die im ganzen Warmwassergebiet dominierende Appendicularie: *Oikopleura longicauda* die primitivste Oikopleuraart, die wir kennen. Es müssen also diese einfach gebauten, volksstarken Arten Vorteile über die anderen Arten ihrer Gruppe haben, welche sie der Ausbildung aller komplizierteren Anpassungen vollständig überheben, während jene volksarmen, aber hoch differenzierten Arten solcher Bildungen bedürfen, um sich überhaupt nur existenzfähig zu halten. Am nächsten liegt es, die Ursache solcher Unterschiede in der Vermehrungsstärke der dominierenden Arten zu suchen, doch wissen wir vorläufig nichts darüber.

Ganz abgesehen von den Beziehungen zwischen Organisation und Volkszahl ist aber auch schon die so häufig bei den Planktonten wiederkehrende Erscheinung der absoluten Präponderanz einer einzelnen oder ganz weniger Arten über zahlreiche andre Arten einer natürlichen Gruppe sehr bemerkenswert. Hensen hat zuerst nachdrücklich hierauf hingewiesen (Das Leben im Ozean, S. 377—378) und auch eine Erklärung dafür zu geben versucht. Er stellt sich vor, daß bei dem hohen Alter des Planktons im Ozean alle Arten, die überhaupt Existenzmöglichkeit haben, innerhalb der Gruppen der Planktonten bereits gebildet seien und somit keine wirklich neuen konkurrenzfähigen Arten mehr entstehen könnten. Die jetzt herrschenden Arten hätten somit sich definitiv ihre Herrschaft in vergangenen Zeiten in der Konkurrenz gegen ausgestorbene Arten erobert. Aber es wäre damit natürlich nicht die Entstehung von Arten überhaupt erloschen; vielmehr wiederholten sich unter bestimmten äußeren Verhältnissen oder aus inneren Ursachen wie bei den Mutationen Artbildungen aus der Vorzeit, die sich dann kürzere oder längere Zeit hielten und wieder schwänden. Solchen Formen würden die volksarmen Arten der Gegenwart entsprechen können. Doch gibt Hensen diese Hypothese mit allem nötigen Vorbehalt.

Eine letzte Erscheinung, auf die noch hingewiesen werden soll, ist die Größenzunahme so vieler Formen (z. B. Globigerinen, Radiolarien, Siphonophoren, Sagitten, Ostracoden, Copepoden und Copelaten) mit der Tiefe, von der Fig. 5 zwei gute Beispiele gibt, Haecker[37] bringt diesen auffälligen Unterschied mit der verschiedenen Dichte des Wassers in den oberflächlichen und tiefen Schichten in



Figur 5.

Vier *Challengeria*-Arten, um den Größenunterschied der Oberflächen- und Tiefenformen zu zeigen (nach Haecker): *1a Ch. xiphodon* (0—200 m, 136 μ lang) und *1b Ch. naresii* (900—2700 m, 856 μ lang); *2a Ch. tridens* (Oberflächenform) und *2b Ch. thomsoni* (Tiefenform).

Zusammenhang. Es ist aber zu bedenken, daß noch verschiedene andere Faktoren in Betracht kommen können. So fand Popoff nach Rhumbler's[88] Angabe, daß *Stylonychia mytilus* in Kulturen bei 25° Wärme nur 289 cμ groß wurde, bei einer Temperatur von 17—19° C aber schon eine Masse von 532 cμ erreichte und bei nur 10° C auf 706 cμ anwuchs. Ihr Volumen war also bei einer Erniedrigung der Temperatur um 15° auf mehr als das Doppelte

gewachsen. Die mit der Tiefe abnehmende Temperatur allein würde mithin bereits eine Zunahme der Größe bedingen können, um so mehr als sie gleichzeitig, wie Rhumbler bemerkt, die generativen Prozesse verlangsamt. Auch zeigt sich ein ähnlicher Unterschied zwischen den Bewohnern polarer Gewässer und tropischer Meeresgebiete. Für die Tiere der nahrungsarmen Tiefen könnte endlich auch die bedeutendere Größenentwicklung eine notwendige Forderung des Nahrungserwerbes sein, indem nur solche Formen, die ein relativ großes Gebiet ausnutzen können, imstande sind, sich hier zu ernähren. Man müßte dann annehmen, daß die Jugendformen in den nahrungsreichen oberen Schichten lebten, und erst später in die Tiefe hinabgingen.

Um die großen und bedauernswerten Lücken zu beseitigen, die in der Erforschung des Gestaltungsproblems sich noch finden und ein Verständnis des biologischen Geschehens in der Hydrosphäre hemmen, erscheint es vor allem wünschenswert, daß weit mehr als bisher bei den Arbeiten über Planktonformen das Leben der Organismen in ihrer natürlichen Umgebung und in Gefangenschaft durch Beobachtung, Experiment und Kulturen erforscht wird. Allen & Nelson[1] haben gezeigt, daß auch Planktonpflanzen des Meeres der Kultur erfolgreich unterworfen werden können, und wenn es Chun 1886 gelang[20], die zarten Ctenophorenlarven 4—5 Wochen am Leben zu erhalten, und sogar auch ihre ganze postembryonale Entwicklung im Aquarium durchlaufen zu lassen, so müssen wir mit unseren jetzt weit vollkommeneren Hülfsmitteln viel weiter kommen und auch bei anderen marinen Planktontieren Züchtungs- und Kulturerfolge gewinnen können. Vor allem aber ist bei den Expeditionen auf dem Ozean ganz besonderer Wert auf die Beobachtung lebender makroskopischer und mikroskopischer Planktonten zu legen; das Sammeln konservierter Fänge muß notwendig eingeschränkt oder Nichtforschern anvertraut werden; dann wird sich auch von selbst ergeben, daß das Schiff nicht von Station zu Station eilt, sondern daß je nach dem Ergebnis der Beobachtungen in einem Meeresgebiete längere Zeit, eventuell 8 Tage und länger Halt gemacht und intensiv biologisch gearbeitet wird. Es wird dann auch bei der Bearbeitung der Planktonorganismen das Gestaltungsproblem in seiner biologischen Bedeutung voll gewürdigt werden und, wie es bereits jetzt bei der Besprechung der morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse stets zu geschehen pflegt, auch diese biologische Seite der Forschung in zu-

sammenhängender und möglichst erschöpfender Weise berücksichtigt werden. Es handelt sich hier nicht um eine Herabsetzung der Bedeutung der übrigen Zweige der botanischen und zoologischen Wissenschaft, sondern vielmehr um eine wesentliche Erhöhung ihres Wertes durch eine innige Verknüpfung mit dem lebendigen Organismus und seinen Lebensansprüchen.

III. Das Bevölkerungsproblem.

Wenn wir die Art und Weise betrachten, wie die Planktonten das freie Wasser bevölkern, so kommen vor allem drei Gesichtspunkte in Betracht. Einmal können wir prüfen, wie weit eine jede Art oder Organismengruppe in demselben verbreitet ist, dann aber, in welcher Volksstärke sie innerhalb dieses Verbreitungsgebietes auftritt und endlich wie die Zusammensetzung des Gesamtplanktons nach Zeit und Raum sich gestaltet. In allen drei Fällen handelt es sich zunächst um eine einfache Feststellung von Tatsachen; wir werden aber erst dann von einem wissenschaftlichen Erfolge unserer Untersuchungen sprechen können, wenn es uns gelingt, Gesetzmäßigkeiten in diesen Tatsachen nachzuweisen, und das Ziel muß sein, noch hierüber hinaus ein Verstehen dieser gesetzmäßigen Erscheinungen zu erreichen. Wir würden also 1. die Verbreitung der Planktonten, 2. den Wechsel ihrer Bevölkerungsdichte und 3. die Struktur des Planktons als Lebensgemeinschaft zu untersuchen haben.

1. Im großen und ganzen ist die Verbreitung der Planktonten im Meere sehr einfach, viel einfacher als die Verbreitung der Bodentiere und vor allem der Landorganismen.

Über die allgemeinen Grundzüge der Verbreitung der Planktonorganismen des Meeres sind wir daher dank den ausgezeichneten Arbeiten der großen Expeditionen und zahlreicher Forscher gegenwärtig einigermaßen unterrichtet. Nur wenige große Planktontypen lassen sich unterscheiden, es sind im ganzen 6, von denen je 2 als Gegensätze zusammengehören:

1. das Plankton der Flachsee und der Hochsee,
2. das Plankton der produktiven oberen und der unproduktiven tieferen Wasserschichten,
3. das Plankton des warmen und des kalten Wassers.

Alle diese Gebiete haben ihre charakteristische Planktonwelt und im allgemeinen fällt es keineswegs

schwer, im einzelnen Falle genau die Grenze zu bezeichnen, wo das Küstenplankton dem der Hochsee weicht, das Warmwasserplankton aufhört und das des kalten Wassers beginnt, und wo das eigentliche Tiefseeplankton auftritt. Zum großen Teil hängt das deutlich mit bestimmten hydrographischen Verhältnissen zusammen. So hat schon Studer[95] bemerkt, daß das tropische Plankton an eine Mindesttemperatur von 20° C gebunden erscheint; die Planktonexpedition konnte das nur bestätigen und auch auf der Reise der Deutschland fiel der Wechsel im Plankton auf der Nord- wie auf der Südhemisphäre mit dieser Temperaturgrenze zusammen. Das betrifft aber nur den Gesamtcharakter des Planktons; sobald man die Verbreitung einzelner Familien oder Arten untersucht, ändert sich das Bild vollständig und man findet Warmwasserarten bis weit in die polaren Gebiete hinein, nördlich von Spitzbergen und am südlichen Polarkreise im besten Ernährungszustande und mit gut entwickelten Keimdrüsen bei Wassertemperaturen, die nur wenige Grad über dem Gefrierpunkte oder sogar mehr als 1° unter demselben liegen. Ganz das gleiche gilt von der Abgrenzung des Küstenplanktons und des Planktons der Hochsee; auf den Bermuden fand die Planktonexpedition auf kleinstem Raume beide Typen scharf getrennt: im Hafen von Georgstown ein ausgesprochenes Küstenplankton, außerhalb desselben das reine tropische Hochseeplankton. Vor dem westlichen Ausgange des Englischen Kanals aber gehen die Küstendiatomeen zu bestimmten Jahreszeiten weit auf die Hochsee hinaus und Hensen vermochte[43] den Einfluß des Amazonen- und Tocantinstromes durch das Vorkommen der litoralen *Biddulphia mobiliensis* bis in die Gegend der Azoren wahrscheinlich zu machen[1]). Endlich liegt im allgemeinen die

[1]) Die Zahlen sind sehr interessant, ich gebe sie daher hier wieder; sie gelten für eine Meeresfläche von etwa 0,1 qm. Eine Berechnung der Dichte ist leider unmöglich, da die vertikale Verbreitung nicht festgestellt wurde und diese Diatomeen wohl nur in den ganz oberflächlichen Wasserschichten geschwebt haben werden. Beigefügt habe ich die Länge der Entfernung vom Tocantin in der Fahrtlinie des Schiffes. Alle Zahlen sind abgerundet:

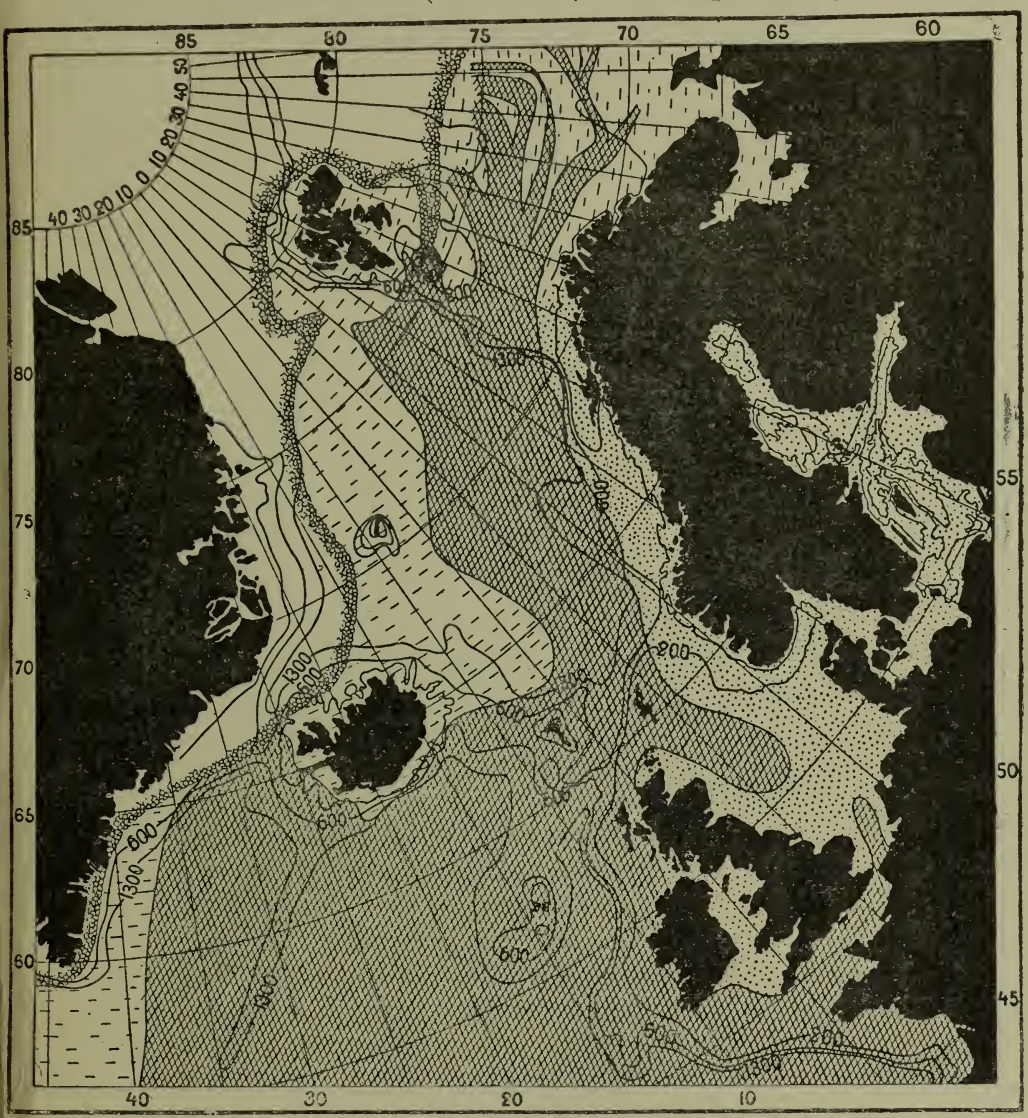
Datum 1889	24. IX.	8. X.	9. X.	11. X.	12. X.	13. X.	16. X.	18. X.	19. X.
Individuenzahl i. Fang.....	3 100 000	120 000	2700	1700	500	250	200	100	90
Länge der Wegstrecke vom Tocantin ab, in km	—	75	200	1000	1400	1800	2800	3500	4200

obere Grenze des typischen Tiefsee-Planktons mit seinen tief roten Crustaceen und schwarzen Fischen zwischen 300 und 500 m, in Gebieten starker vertikaler Wassermischung findet man aber diese Formen in weit höheren Schichten und selbst unmittelbar an der Oberfläche.

Doch beteiligen sich an diesem Vordringen über die normalen Grenzen des eigentlichen Wohngebietes hinaus stets nur bestimmte Formen, die eben widerstandsfähiger sind als ihre Wohngenossen, so daß sich geradezu eine Stufenfolge von Arten jeder Planktongemeinschaft aufstellen läßt, die mit empfindlichsten Arten beginnt und mit den widerstandsfähigsten Arten endet. So sind von den etwa 40 Warmwasser-Appendicularien rund 25 auch im Mittelmeer (etwa 40° n. Br.) gefunden, aber nur 6 gehen auf europäischer Seite bis zum 60. Breitengrade und in die Nordsee empor (*Oikopleura longicauda, fusiformis, dioica* und *parva; Fritillaria venusta; Appendicularia sicula*) und nur eine einzige derselben ist noch nördlich Spitzbergen unter etwa 80° Breite gefunden. Dieses weite Vordringen nach den Polen zu erklärt sich aus den Strömungsverhältnissen, die diesen Teil des Ozeans charakterisieren und in dem Verlaufe des Golfstromes zum Ausdruck kommen. Da das warme und salzreiche Wasser dieses mächtigen Stromes im Norden in die Tiefe sinkt und von kaltem und salzarmem Wasser überlagert wird, finden sich auch die Warmwasser-Appendicularien hier in Tiefen von mehr als 200 m, und nur Arten, die sowohl die extreme Abkühlung wie diesen Wechsel der Tiefenlage ertragen, können den weiten und viele Monate dauernden Transport aushalten. Daher ist es auch verständlich, daß *Oikopleura parva*, die bis in das Polarmeer vordringt, eine Art ist, die auch in ihrer Heimat die Tiefe bevorzugt. Auf der Südhemisphäre muß vom Indischen Ozean aus Warmwasser polwärts strömen; denn auch hier treten nahe dem Polarkreise, wie die Deutsche Südpolarexpedition nachwies[1]), im Tiefenwasser Warmwasser-Pteropoden, -Salpen und -Copelaten auf, während die darüber liegenden Wasserschichten nur antarktische Planktonten beherbergen. Auch hier finden wir *Fritillaria venusta* und *Oikopleura parva* wieder, die auch im Norden sich so

[1]) Meisenheimer, Die Pteropoden der Deutschen Südpolar-Expedition, 1906. — Apstein, Die Salpen der Deutschen Südpolar-Expedition, 1906; beide Arbeiten in: Deutsche Südpolar-Expedition, Bd. IX, Zoologie Bd. 1. — Lohmann, Über einige faunistische Ergebnisse der Deutschen Südpolar-Expedition, Schriften Naturwiss. Verein, Schleswig-Holstein, Bd. XIV, 1908.

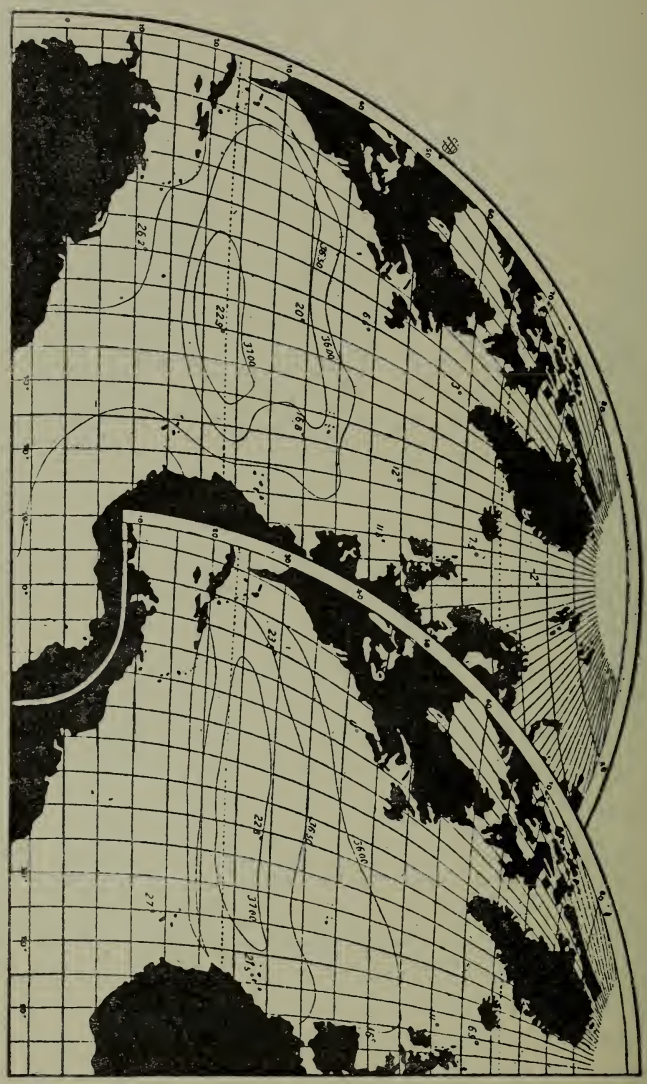
widerstandsfähig erwiesen; dazu kommen aber vier andere Arten des Warmwassergebietes, die auf unserer Hemisphäre weit empfindlicher zu sein scheinen (*Fritillaria formica, haplostoma, gracilis*



Figur 6.

Verbreitung des Küsten-, Arktischen und Atlantischen Wassers in den nordeuropäischen Meeren im Sommer 1896. Außer der Wasserbeschaffenheit sind auch die Tiefenlinien eingetragen. Nach Pettersson, Rapports et Procès-Verbaux d. Cons. Perm. Internat. p. l'explorat. d. l. mer, vol. III, p. IV, 1905.

und *Stegosoma pellucidum*) und sehr deutlich auf eine zunächst nur physiologische Differenzierung der nordischen und südlichen Warmwasserarten hinweisen. Würde dieselbe in morphologischen Eigentümlichkeiten zum Ausdruck kommen, so hätten wir hier

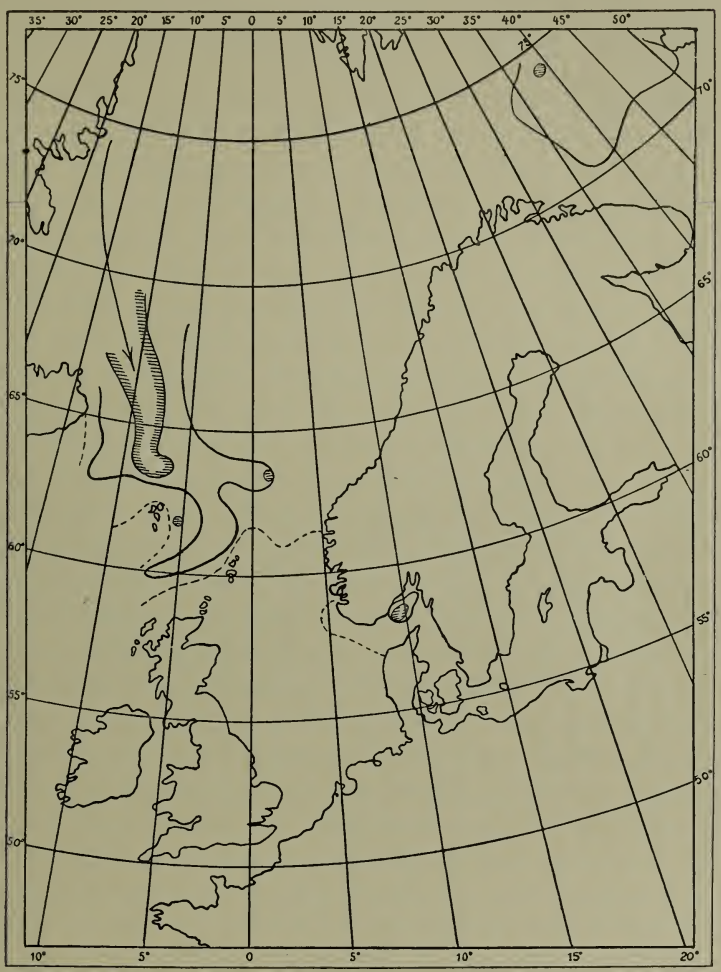


Figur 7.
Nordgrenze des 36‰ Salzgehalt aufweisenden Wassers der Golfstrom-Zirkulation im März (links) und im November (rechts) 1899. Nach Pettersson, Rapports et Procès-Verbaux d. Cons. Perm. Internat. p l'explorat. d. l. mer, vol. III, p. 10, 1905.

die Ausbildung besonderer Varietäten für die Warmwasserarten der Nord- und der Südhemisphäre vor uns, die ein Verständnis dafür bringen könnten, wie von dem über das ganze Weltmeer verbreiteten einheitlichen Warmwasserplankton doch an der Süd- und

Nordgrenze ganz verschiedene Arten der Mischgebiete und schließlich der Polargebiete ihren Ursprung nehmen können.

Durch die Wasserbewegungen werden also Planktonten unter Umständen weit aus ihrer eigentlichen Heimat fortgeführt und

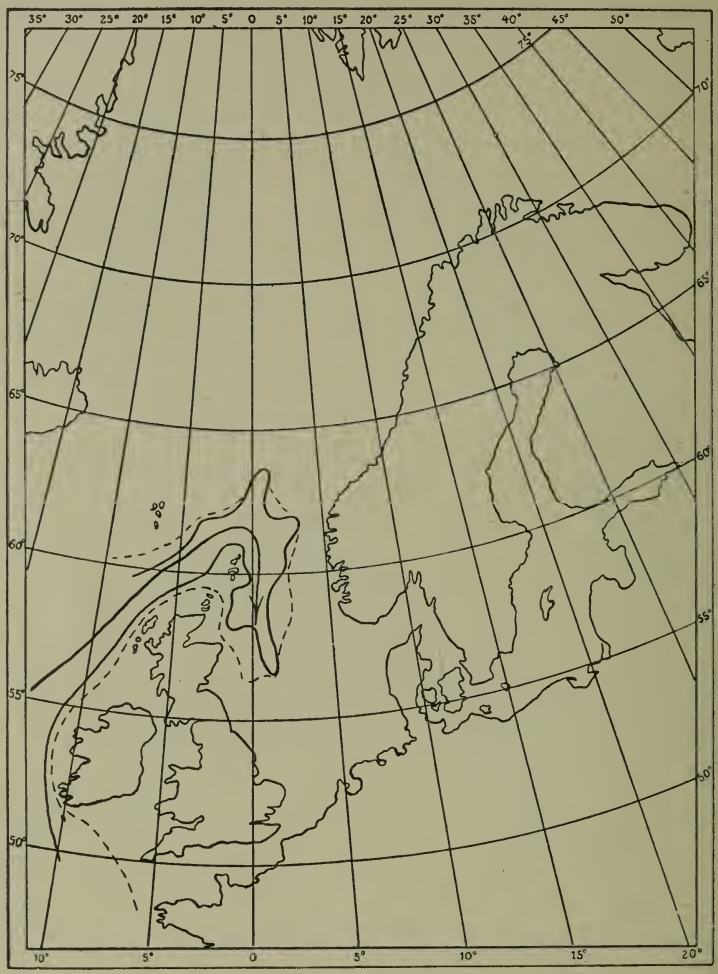


Figur 8.

Verbreitung von *Calanus hyperboreus* nach den Ergebnissen der internationalen Erforschung der nordischen Meere. – – – Äußerste Grenze des Verbreitungsgebietes; —— Gebiet, in dem die Art als „häufig" vorkommend bezeichnet wird; ⫼ Gebiet, in dem die Art als „sehr häufig" vorkommend bezeichnet wird; ⟶ Richtung, in der das arktische Wasser sich bewegt (eingezeichnet). — Résumé sur le Plankton 1902—1908, 2me pt. 1911, pl. XI.

unter Plankton versetzt, dessen Heimat ganz anderer Art ist. In Grenzgebieten und vor allem in der Hochsee können dadurch die Verhältnisse außerordentlich kompliziert werden, wie sich bei der

internationalen Erforschung der nordischen Meere mit großer Deutlichkeit gezeigt hat. Figur 6 zeigt die Zusammensetzung des Wassers im August 1896 nach den Untersuchungen Pettersson's.



Figur 9.

Verbreitung von *Aëtideus armatus* nach den Ergebnissen der internationalen Erforschung der nordischen Meere. – – – Äußerste Grenze des Verbreitungsgebietes; —— Gebiet, in dem die Art in wenigstens 25 % der Untersuchungen gefunden wurde; ⟶ Richtung, in der das atlantische Wasser sich bewegt (eingezeichnet). — Résumé sur le Plankton 1902—1908, 2me pt. 1911. pl. XI.

Man sieht die weite Ausbreitung des warmen, salzreichen, atlantischen Wassers der Golftrift, das in zwei Armen (von Norden her und durch den Kanal von Süden aus) in die Nordsee vordringt; die Erfüllung der Ostsee und Nordsee und Irischen See mit Küsten-

wasser, das sich weit an der norwegischen Küste emporzieht; das von Spitzbergen her im Westen nach Island zu sich ausdehnende kalte, salzarme, arktische Wasser, das nach den Faröern zu sich weit östlich vorschiebt. Im Herbst (Oktober) erreicht das atlantische Wasser seine mächtigste Entwicklung, im Frühjahr (März) ist es am schwächsten entwickelt, da, wie Fig. 7 zeigt, die Nordgrenze dieses Wassers im atlantischen Gebiete im Laufe des Jahres eine sehr beträchtliche Verlagerung erleidet und infolgedessen im Herbst am weitesten nach NO. vorgeschoben, im Frühjahr am weitesten nach SW. zurückgewichen ist. Zugleich wächst im Frühjahr die Masse des arktischen Wassers bedeutend an. Diese Verhältnisse bestimmen zunächst die Verbreitung der Planktonformen auf das entscheidendste. Fig. 8 zeigt z. B. die Verbreitung des für das arktische Wasser charakteristischen *Calanus hyperboreus* und Fig. 9 diejenige des dem atlantischen Wasser angehörenden *Aëtidius armatus* nach den von 1902—1908 ausgeführten Untersuchungen. In ähnlicher Weise sind *Phaeocystis poucheti* (Alge), *Cytarocylis denticulata* (Tintinnus), *Metridia longa* und *Oikopleura vanhöffeni* an das arktische Wasser, *Halosphaera viridis*, *Coccolithophora pelagica* und *Rhinocalanus nasutus* an das atlantische Wasser gebunden. Wie die Fig. 6 zugleich zeigt, zieht um die Südküste Norwegens eine tiefe Rinne in das Skagerrak hinein; in diese gelangt sowohl arktisches wie atlantisches Wasser und ruft hier eine höchst merkwürdige Mischung von atlantischen und arktischen Formen hervor (z. B. *Sagitta maxima* als arktische, *Salpa fusiformis* als atlantische Art). Je nach der Jahreszeit verschieben sich naturgemäß mit der Ausbreitung beider Wassersorten auch die Verbreitungsgebiete dieser Arten. Im Küstenwasser selbst werden die Verhältnisse aber noch verwickelter. Auf der einen Seite führen der atlantische und der arktische Strom Jahr für Jahr Hochseearten nordöstlich von Schottland in die Nordsee und im Süden in die Irische See und den Kanal hinein, während auf der anderen Seite die Flachsee selbst ihre eigenen Küstenformen produziert. Diese endemischen Planktonformen sind zum Teil leicht von den eingeführten Arten zu unterscheiden, zum Teil ist es aber, jedenfalls bis jetzt, völlig unmöglich, die Fremdlinge von den Eingeborenen zu trennen. In der von Brackwasser erfüllten östlichen Ostsee ist das endemische Plankton, was schon Hensen 1890[39] nachwies, sehr arm, und in hohem Grade auf die stete Zufuhr vom Westen angewiesen; *Limnochlide flos aquae* ist eine Charakterform der Haffe; *Dinobryon pellucidum* und *Bosmina maritima*, ebenso das *Ceratium tripos* der Ostsee haben ihre Heimat

in der Ostsee und werden nur durch den ausgehenden Strom in die Nachbargebiete verschleppt. *Temora longicornis* ist ferner ein typischer Küsten-Copepod des ganzen Gebietes und bei einer Reihe anderer Arten ist eine Varietätenbildung eingetreten, indem eine Küstenvarietät zur Ausbildung gekommen ist (z. B. bei *Cytarocylis denticulata*). In anderen Fällen aber können wir nur feststellen, daß Arten, die der atlantische oder arktische Strom Jahr für Jahr in die Flachsee hineinführt, wie z. B. die Kaltwasserarten *Fritillaria borealis f. typica* oder *Pseudocalanus elongatus* und zahlreiche atlantische Arten wie *Ceratium furca, fusus, tripos, Acartia clausi, longiremis* und *Paracalanus parvus*, in der Flachsee an einzelnen Stellen oder allgemein das ganze Jahr hindurch vorkommen und z. T. wie viele der genannten Copepoden sogar in weit größerer Menge, oft schwarmweise, auftreten als im Ozean. Hier müssen wir also annehmen, daß ein Teil der Individuen wirklich einheimisch ist, ein anderer Teil aber der jährlichen Zufuhr entstammt. Da die letztere in ganz bestimmter Weise mit der Jahreszeit schwankt, kann das jahreszeitliche Verhalten der Volkszahl dieser Arten uns Anhaltspunkte über den Anteil der Fremdenzufuhr geben, und es lassen sich alle Übergänge nachweisen von Arten, die ganz unabhängig erscheinen, bis zu Arten, deren Zahl zur Zeit der stärksten Zufuhr des betreffenden Wassers kulminiert, von da ab aber immer mehr abnimmt und schließlich auf ein Minimum hinabgeht. Schwindet die Zahl zu einer Zeit, in der die Zufuhr des Wassers minimal ist, ganz, wie bei allen Salpen des Gebietes, so ist die Art überhaupt nicht in der Flachsee einheimisch, sondern nur ein Gast im Gebiet. Und hier ist dann wieder die Verbreitung, die der Fremdling zur Zeit der maximalen Zufuhr erreicht, eine von Art zu Art und auch in den einzelnen Jahren sehr wechselnde.

Es gehört ohne allen Zweifel zu den schwierigsten Aufgaben, die der Planktonforschung gestellt sind, die Bevölkerung eines hydrographisch und biologisch so komplizierten Gebietes, wie das der internationalen Untersuchung der nordischen Meere, zu erforschen. Das Süßwasser bietet weit einfachere Verhältnisse, und am lohnendsten ist das Gebiet der Hochsee, weil sich hier, bei der Einfachheit und Konstanz der Verhältnisse, mit relativ sehr wenig Untersuchungen allgemein gültige und bedeutsame Ergebnisse in kurzer Zeit erreichen lassen. Wäre daher nicht das Hauptziel der internationalen Erforschung die Förderung der Fischerei durch die Anbahnung einer rationellen Bewirtschaftung der Fanggebiete, so wäre als Ausgangs-

punkt einer Erforschung des Planktons der Ozean geeigneter gewesen, wozu durch die Planktonexpedition bereits ein bedeutsamer Anfang gemacht war. Auf der anderen Seite werden diese Untersuchungen der Küstenmeere eine vorzügliche Vorschule für die Hochseeforschung bilden.

Bei dieser kommt allerdings die Erforschung der Tiefsee als neues Gebiet hinzu. Hier sind nun zwar die methodischen Schwierigkeiten erheblich größer als in der Flachsee, die Verbreitungsverhältnisse aber in horizontaler Hinsicht sehr viel einfacher. Ich begnüge mich damit, hier nur Chun's Worte mitzuteilen, in denen er das Ergebnis der Valdivia-Expedition über die geographische Verbreitung des Tiefseeplanktons zusammenfaßt[24] (p. 524/525): „Als ein wertvolles Ergebnis unserer Expedition können wir in erster Linie den Nachweis bezeichnen, daß entschieden die pelagische Tiefenfauna in allen Meeresgebieten einen außerordentlich gleichmäßigen Charakter zur Schau trägt. Wir haben einen so auffällig großen Bruchteil der pelagischen Tiefenfische in identischen Formen sowohl im atlantischen wie im antarktischen und indischen Meere erbeutet, daß man schwerlich den Versuch machen wird, die pelagische Tiefenfauna in einzelne tiergeographische Regionen zu gliedern. Was für die Fische gilt, trifft ebenso für die Cephalopoden, Crustaceen, Sagitten, Medusen und sonstigen charakteristischen pelagischen Tiefenformen zu. Wir verzichten darauf, dies an einzelnen Beispielen zu belegen, und versichern, daß solche sich überreichlich darbieten. Wenn manche der interessantesten pelagischen Tiefenformen nur in einem der genannten Gebiete zur Beobachtung gelangten, so liegt dies wesentlich daran, daß es sich um seltene Organismen handelt, die überhaupt nur in wenigen Exemplaren in unsere Vertikalnetze gerieten."

Über die vertikale Verteilung der Planktonten mögen noch kurz einige Bemerkungen gemacht werden. Eine Gliederung des Wohngebietes in Tiefenzonen ist vielfach ausgeführt worden, sowohl für das Gesamtplankton wie für die einzelnen Organismengruppen. Beides läßt sich nur empirisch durchführen und ist vor allem deshalb so schwierig, weil die Verteilung nicht nur geographisch, sondern ganz besonders auch zeitlich erheblichem Wechsel unterworfen ist. Steuer[94] hat diese Verhältnisse in seiner Planktonkunde ausführlich behandelt, so daß ich darauf verweisen kann. Allgemein gültig dürfte nur sein, daß man überall eine produktive Zone mit Pflanzenwuchs von einer unproduktiven pflanzenlosen Region unterscheiden muß und die erste, deren untere Grenze etwa bei 400 m liegt, nach

den Befunden der Valdivia-Expedition in eine Zone der Lichtflora (0—60 oder 80 m Tiefe) und der Dämmerflora (60 oder 80—400 m) zu trennen ist. Unter den Planktonten wird man ferner solche Arten zu unterscheiden haben, die nur eine untere Verbreitungsgrenze, nur eine obere Grenze oder beide Grenzen zugleich haben. Noch weniger als bei der horizontalen Verbreitung wird man hier ohne quantitative Feststellungen zu klaren, einwandfreien Ergebnissen kommen, da es natürlich in erster Linie notwendig ist, die Zone festzustellen, in der die betreffende Form am besten gedeiht, sich fortpflanzt und ihre Entwicklung durchmacht. Erschwert wird diese Untersuchung noch dadurch, daß manche Formen jahreszeitliche oder tägliche Wanderungen in vertikaler Richtung ausführen, die zum großen Teil in der Verteilung der Nahrung begründet sein werden, zum Teil aber mit der Entwicklung und der Vermehrung der Art zusammenhängen. Dazu kommen dann noch die hydrographisch bedingten passiven vertikalen Verschiebungen, die z. B. bei dem Zusammentreffen verschiedener Strömungen das Auftreten echter Tiefseeorganismen an der Oberfläche bedingen können. Nutritive, ontogenetische, generative und hydrographische Verschiebungen des Wohngebietes sind also zu berücksichtigen und dabei ist vor allem festzustellen, wie groß der Weg ist, den eine Art in vertikaler Richtung auf- oder niedersteigend überhaupt zurückzulegen imstande ist. Ohne solchen Maßstab kann man nicht beliebigen Planktonten tägliche Wanderungen von hundert Metern oder mehr zuschreiben. Es ist ferner die mechanische Wirkung, die der Wechsel der Wasserdichte, als eine Folge von Temperatur- und Salzgehaltdifferenzen, auf solche passive und aktive Bewegungen hat, experimentell festzustellen, wie das zuerst Apstein[4] versucht hat. Heliotropismus kann bei solchen Wanderungen natürlich eine Rolle spielen; er kann aber nie das biologisch ausschlaggebende Moment derselben sein, sondern vermag stets nur das Mittel abzugeben, um den betreffenden Organismen für ihre Ernährung oder Entwicklung notwendige Wanderungen zu ermöglichen. Mit dem Nachweis des Heliotropismus ist also noch keineswegs eine Erklärung der betreffenden Wanderung gegeben.

Auf die übrigen, wichtigen Ergebnisse der geographischen Verbreitung der Planktonorganismen näher einzugehen, scheint mir bei der Fülle des Stoffes, der notwendig besprochen werden muß, nicht nötig, da diese vielfach in zusammenfassender Weise ausgezeichnete Behandlung erfahren haben. Ich verweise hier nur auf die referierende

Besprechung derselben in Steuers[94] Handbuch sowie auf die Arbeiten Ortmanns[76], Chuns[23], Kükenthals[57], Meinheimers[68] u. a.

2. Sobald wir darangehen, das Verhalten der Bevölkerungsdichte zu untersuchen, tritt uns die Bedeutung der Vermehrungsschnelligkeit entgegen. Bei allen einzelligen Planktonten geschieht die Vermehrung im einfachsten Falle durch Teilung und es kann auf diese Weise in sehr kurzer Zeit eine gewaltige Zahl von Individuen entstehen, sobald die Vernichtung der neugebildeten Individuen minimal ist. Wäre die letztere gleich Null, was natürlich in der Natur nie vorkommen kann, so würde eine einzige Zelle bereits nach 10 Generationen 1000 Zellen, nach 20 Generationen 1 Million (1000^2) nach 30 Generationen 1 Milliarde (1000^3) Tochterzellen und so weiter von 10 zu 10 Generationen eine um 1 höhere Potenz von 1000 Zellen gebildet haben. Es hängt also, wenn wir zunächst von der Vernichtungshöhe oder dem Necrotoccus absehen, völlig von der Lebensdauer der einzelnen Generationen ab, in welcher Zeit die Volkszahl zu dieser rapiden Höhe anwächst. Für Bakterien hat Fischer[31] durchschnittlich jede $^1/_2$ Stunde eine Teilung beobachtet, für die farblose *Nitzschia putrida* Benecke fand Richter[89] eine Teilungsgeschwindigkeit von 5 Stunden und bei einer mehrere Jahre fortgesetzten Kultur von *Paramaecium*[103] fand im Durchschnitt alle 15 Stunden eine Teilung statt. Nach Ablauf von 24 Stunden würde also eine Bakterie 48 Generationen oder über 1 Billion Zellen gebildet haben können, während die Diatomee nicht ganz 5 und das Infusor nur $1^1/_2$ Generationen erzeugt haben würde. An Stelle einer Zelle würden nach 24 Stunden also rund 1000 Billionen Bakterien resp. 16 Diatomeen und 2 Paramaecien getreten sein. Das heißt, irgendeine beliebige Volkszahl würde sich bei Ausschluß jeder Vernichtung im Laufe eines Tages um das ebenso Vielfache zu vermehren vermögen. Für die einzelligen Pflanzen des Planktons ist die Vermehrungsschnelligkeit durch Teilung sicher eine erheblich geringere als bei der saprophytischen benthonischen Nitschia. Whipple[101] stellte durch Kulturen von *Synedra* fest, daß ihre Teilungen in 13,4 aber auch erst in 30,5 Stunden einander folgten, und für *Ceratium* fand Gran[34] bei Christiania durch Untersuchung der Planktonfänge eine maximale Geschwindigkeit von $2^1/_2$ Tagen (*Cerat. furca*). Im allgemeinen kann man nach den Feststellungen von Hensen, Apstein, Lohmann und Karsten 1—4 Tage Zwischenraum zwischen 2 Zellteilungen bei den Planktonalgen annehmen, muß sich aber stets bewußt bleiben, daß die Teilungsgeschwindigkeit nicht nur von der Belichtung und der Bewegung des Wassers[51], sondern vor

allem auch von dem biologischen Zustande der Art sehr abhängig ist. Zu Beginn und Ende einer Wucherungszeit ist sie sehr niedrig, während der Höhe derselben erreicht sie ihr Maximum[1]). Kann schon hierdurch die Volkszahl in wenigen Tagen verdoppelt werden, so ermöglichen andere Vermehrungsvorgänge eine noch viel schnellere Vermehrung. Vor allem kommen hier die Schwärmerbildungen in Betracht, aber wie Apstein[2] bei *Ceratium tripos* nachweisen konnte, vermag auch ein Knospungsvorgang in einer einzigen Nacht die Zahl auf das Fünffache zu steigern! Natürlich sind in allen diesen Fällen die Tochterindividuen um ein Vielfaches kleiner als das Mutterindividuum, während bei der einfachen Teilung beide Teilungsprodukte gleiche Größe besitzen. Der Vermehrungsfuß, wie Hensen die Zahl genannt hat, welche angibt, wie hoch die Nachkommenschaft eines Individuums nach Ablauf von 24 Stunden sich stellt, ist also von außerordentlicher Bedeutung für jeden Organismus, sowohl wenn es sich darum handelt, Verluste auszugleichen und die Vernichtung durch Feinde oder anorganische Schädigungen zu ertragen, als auch wenn besonders günstige Existenzbedingungen auszunutzen sind und die Volkszahl möglichst hoch gesteigert werden muß.

Bei den Gewebstieren liegen die Verhältnisse bedeutend komplizierter. Das wesentlichste Merkmal dieser Tiere ist ja offenbar darin gegeben, daß durch den Zusammenschluß zahlreicher Zellgenerationen zu einem Individuum höherer Ordnung und eine weitgehende Arbeitsteilung unter den einzelnen Zellkomplexen die Lebensdauer verlängert und die Arbeitsleistung erhöht wird. Während uns bei den Protisten stets nur eine Zellgeneration sichtbar wird, treten uns in jedem Gewebsorganismus zahlreiche Zellgenerationen entgegen. Doch überschätzt man die Zahl dieser Generationen entschieden im allgemeinen bedeutend, da schon nach 50 Generationen 1 Zelle 1000 Billionen Tochterzellen erzeugt hat, eine Zahl, die diejenige aller roten Blutkörperchen des erwachsenen Menschen um das 50fache übertrifft. Es ist daher möglich, in kurzer Zeit gewaltige Zellmassen zu produzieren; jedoch scheint bei fortgesetzter ungeschlechtlicher Teilung, wie sie hier erfordert wird, allmählich ein Altern der Zellen einzutreten, und so eine Grenze gesetzt zu werden. Diese Grenze liegt aber so hoch, daß sie in Wirklichkeit bei den wirbellosen Planktonten ruhig wird außer acht gelassen

[1]) So fand Gran[34] bei Christiania bei *Ceratium tripos* im Juli nur $6^1/_2$—13% der Zellen, im August aber 13—29% derselben in Teilung, woraus eine durchschnittliche Teilung in 15,5, 8 und 3,5 Tagen zu berechnen wäre.

werden können. Denn es gelang kürzlich Woodruff[103] von *Paramaecium* nicht weniger als 2000 Generationen ohne Konjugation zu züchten, wobei keine Degeneration bemerkbar wurde, obwohl die Kultur 41 Monate währte. Sowohl über die Lebensdauer wie über die Zahl der Eier, die von einem Individuum während seines Lebens produziert wird, wissen wir leider nichts Sicheres, und damit fehlen uns auch alle Anhaltspunkte, die Vermehrungsstärke der Gewebstiere zu bestimmen. Hier ist noch alles zu tun. Gran[33] hat für *Calanus finmarchicus* eine Lebensdauer von 1 Jahr angenommen; Hensen[43] kommt für *Oithona* durch theoretische Erwägungen zu einer Schätzung der Lebensdauer auf höchstens 270 Tage, also $^3/_4$ Jahr; Jurine[43] beobachtete ein geschlechtsreifes Weibchen von *Cyclops quadricornis* 90 Tage, es hat dasselbe also sicher mehr als 100 Tage gelebt. Nur Kulturversuche und sorgfältige Beobachtung der Eiablage können hier weiter führen.

Auf die Lebensdauer der einzelnen Generationen sowohl der Zellen wie der Gewebstiere muß die Temperatur des Wassers von bedeutendem Einfluß sein, indem mit Zunahme der Wärme der Ablauf der Lebensvorgänge beschleunigt und die Lebensdauer verkürzt wird. Nach Untersuchungen van 'tHoff's wird die Ablaufgeschwindigkeit chemischer Reaktionen bei einer Temperatursteigerung um 10° C etwa verdoppelt[25], und dasselbe gilt auch für Stoffwechsel- und Entwicklungsvorgänge bei Organismen, solange die Temperaturen des Experiments gewisse Grenzen nicht überschreiten. Wir werden also in den warmen Meeren kurzlebigere Formen und zahlreichere Generationen im Laufe eines Jahres zu erwarten haben und derselbe Unterschied wird sich zwischen der Tierwelt der oberflächlichen, warmen und tiefen, kalten Wasserschichten geltend machen müssen. Diese Verhältnisse können in doppelter Hinsicht für die Ausbildung des Planktons in verschieden temperierten Gebieten von einschneidender Bedeutung sein: einmal werden im kalten Wasser mehr Generationen gleichzeitig nebeneinander leben und daher die Individuenzahl der einzelnen Arten der Gewebstiere eine relativ große sein, und ferner wird die Bildung neuer Varietäten und Arten im warmen Wasser durch die größere Zahl der in der Zeiteinheit sich folgenden Generationen sehr erleichtert sein, so daß sich hieraus der größere Formenreichtum aller Gruppen und die geringere Individuenzahl der Metazoen in den Tropen ableiten lassen würde. Aber auch die Individuenarmut der Protisten ließe sich daraus erklären, daß dieselben vermöge ihrer schnellen Teilungsfolge die Vernichtung durch Fraß und sonstige

Schädlichkeiten viel leichter ausgleichen können. Wenn z. B. im Norden die Peridineen durchschnittlich nur alle vier Tage sich teilen, in den Tropen dagegen dies schon jeden zweiten Tag tun, so darf dort nie mehr als $^1/_4$ der vorhandenen Individuen zerstört werden, während hier nahezu die Hälfte vernichtet werden kann. Der eiserne Bestand kann also in den warmen Gebieten viel weiter reduziert werden als in den kühlen Gebieten, und wenn das wirklich geschieht, so muß die Individuenzahl des Kleinplanktons in den Tropen bedeutend geringer sein als in den hohen Breiten, während die Menge der Fresser gleich sein könnte. Ersteres ist sicher der Fall, ob aber das letztere zutrifft, ist schwer zu entscheiden; im allgemeinen sprechen die Beobachtungen mehr dafür, daß diese gleichfalls in den Tropen minder zahlreich sind.

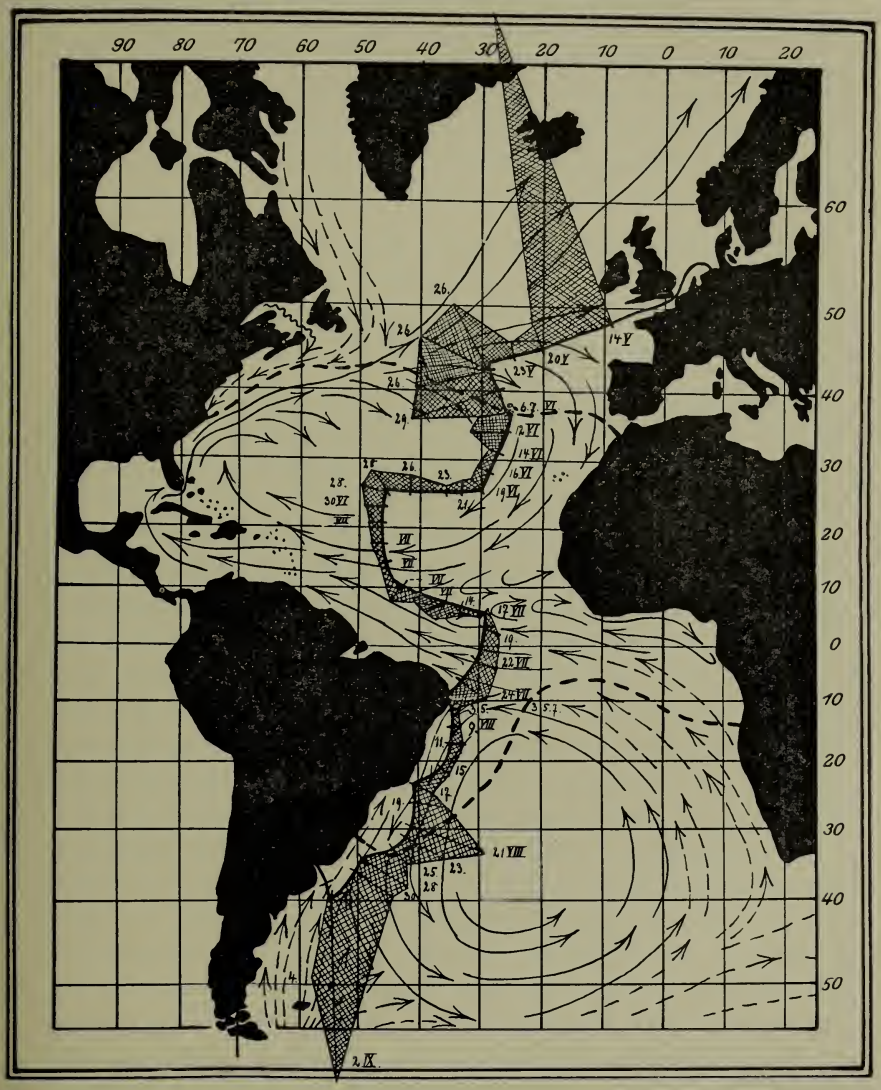
Endlich wird diese Beschleunigung der Entwicklungsvorgänge noch von größter Bedeutung für die Beurteilung der Jahresproduktion an Plankton in verschiedenen Breiten. Natürlich kann die zu irgendeiner Zeit in einem Meeresgebiet nachgewiesene Masse darüber nichts Entscheidendes aussagen. Es kommt vielmehr darauf an, wie oft diese Masse in der Zeiteinheit sich erneuert. Ist der durchschnittlich in 40—50° n. Br. gefundene Betrag z. B. 5mal so groß wie der zwischen 20° und 0° n. Br. gefundene Betrag, erneuert sich aber jener bei durchschnittlich 15° Temperatur nur n-mal im Jahr, dieser dagegen bei 25° Temperatur 2n-mal in der gleichen Zeit, so würde in Wirklichkeit das Übergewicht des kühlen Gebietes nur 2,5 betragen.

Eine Einsicht in diese Verhältnisse, die sämtlich mit der Vermehrungschnelligkeit und Lebensdauer zusammenhängen, wäre also von höchstem Interesse, und kann durch planmäßige Untersuchungen, die am leichtesten von festen Stationen aus sich würden anstellen lassen, sicher erreicht werden. Zurzeit fehlt aber noch alles.

Um die gesetzmäßigen Bewegungen, denen die Bevölkerungsdichte des Planktons unterworfen ist, an einigen Beispielen anschaulich darzulegen, sei es mir gestattet, hier etwas von den Ergebnissen der Ausreise der Deutschen Antarktischen Expedition mitzuteilen, die ich im vorigen Jahre auf der Deutschland mitmachte.

Figur 10 zeigt die Fahrtlinie, die den Atlantischen Ozean der Länge nach vom 50.° n. Br. bis zum 40.° s. Br. durchschnitt; auf jeder der 41 Stationen, an denen zentrifugiert wurde, ist eine Ordinate errichtet, deren Länge der Anzahl von Planktonindividuen proportional ist, die ich in 1 Liter der Wassersäule von 0—200 m

nachwies. Sie bezeichnet also die Bevölkerungsdichte jeder Station und die Kurve, welche durch die lineare Verbindung der Ordinatenendpunkte entsteht, gibt den Wechsel der Volksdichte während der Fahrt an. Man sieht nun sofort, daß zwischen den Azoren (6. bis 7. VI.)



Figur 10.

Bevölkerungsdichte des Planktons im Atlantischen Ozean während der Ausreise der „Deutschland“ 1911. Die Länge der Ordinaten, die auf der Fahrtlinie errichtet sind, entspricht der Anzahl von Planktonten, die in 1 Liter Wasser der Wassersäule von 0—200 m Tiefe mittelst Zentrifugierung nachgewiesen wurde. Die Kurve, die aus der linearen Verbindung der Endpunkte der Ordinaten entsteht, gibt also den Wechsel der Bevölkerungsdichte während der Fahrt an. Es sind durch ⟶ die Warmwasserströme, durch – – ⟶ die Kaltwasserströme eingetragen.

und einem Punkte südlich von Cap Frio (19. VIII.) die Bevölkerung eine sehr ärmliche und gleichmäßige war, während nördlich und südlich dieses Gebietes die Besiedelung gewaltig stieg aber zugleich sehr starken Schwankungen unterworfen war. Diese drei Gebiete entsprechen den Tropen und den kühlen Meeresgebieten und die Grenze der Tropen fällt mit dem Gebiete zusammen, in dem die Temperatur des Wassers an der Oberfläche des Meeres 20° und mehr betrug. Diese Beziehung zur Temperatur tritt noch klarer hervor, wenn man die Durchschnittswerte für Felder von je 10° Br. berechnet, wie folgende kleine Tabelle zeigt:

Bevölkerungsdichte (Zahl für 1 Liter) und Durchschnittstemperatur des Wassers in 0 und 50 m Tiefe.

Geogr. Breite	50–40°	40–30°	30–20°	20–10°	10–0°	0–10°	10–20°	20–30°	30–40°
	Norden					Süden			
0 m	14,5°	20,0°	24,5°	25,5°	26,5°	26,0°	24,5°	21,0°	13,5°
50 „	13,5°	17,0°	22,5°	25,5°	26,0°	25,5°	24,5°	20,5°	12,5°
Bevölk.-Dichte	6000	2000	600	500	600	600	500	2000	3000

Doch verwischt sich hier natürlich die Grenze, die in Fig. 10 und während der Fahrt selbst mit großer Schärfe hervortrat, infolge der Zusammenfassung mehrerer Werte zu Durchschnittswerten, und ebenso erscheint der Übergang vom kühlen Gebiet zu den Tropen etwas gemildert. Man sieht hier wie bei allen statistischen Forschungen, daß man stets Einzelbeobachtungen und Durchschnittswerte nebeneinander verwerten muß, und sich nie auf eine dieser beiden Gruppen allein verlassen darf, wenn man sich nicht der Gefahr schiefer Schlüsse aussetzen will. Interessant ist in der Tabelle die außerordentliche Gleichmäßigkeit der Volksdichte in den Tropen (500—600 Ind. in 1 Liter) und die Verschiebung, die das kühle Gebiet mit seiner hohen Besiedelung auf der Südhemisphäre äquatorwärts erfährt durch das direkt nordwärts gerichtete Vordringen des kalten Falklandstromes. Beachtung verdienen ferner die gleichen Werte von 2000 Individuen für die einander entsprechenden Felder von 40—30° im Norden und 30—20° im Süden. Das Übergewicht des Nordens zwischen 50—40° Breite beruht darauf, daß die Expedition hier gerade zu einer Zeit passierte, als die Diatomeen in lebhafter Wucherung begriffen waren, während sie im Süden zwischen 30—40° Breite eine solche zeitlich beschränkte Wucherung nicht antraf.

Diese stärkere Besiedelung des kühlen Wassers gegenüber den Tropen hat zuerst die Planktonexpedition nachgewiesen und es ist von großem Interesse, zu sehen, wie nahe die vergleichbaren Zahlen beider Expeditionen übereinstimmen. Da die National nur Netze verwandte, können die Protophyten und Protozoen nicht verglichen werden, weil die Werte für sie naturgemäß viel zu niedrig und ungenau sind. Andererseits geben die Zentrifugenwerte von den Metazoen nur die Zahlen der Copepoden in verwendbarer Form. Es wurden nun gefunden in 1 Kubikmeter Wasser aus 0—200 m Tiefe von der:

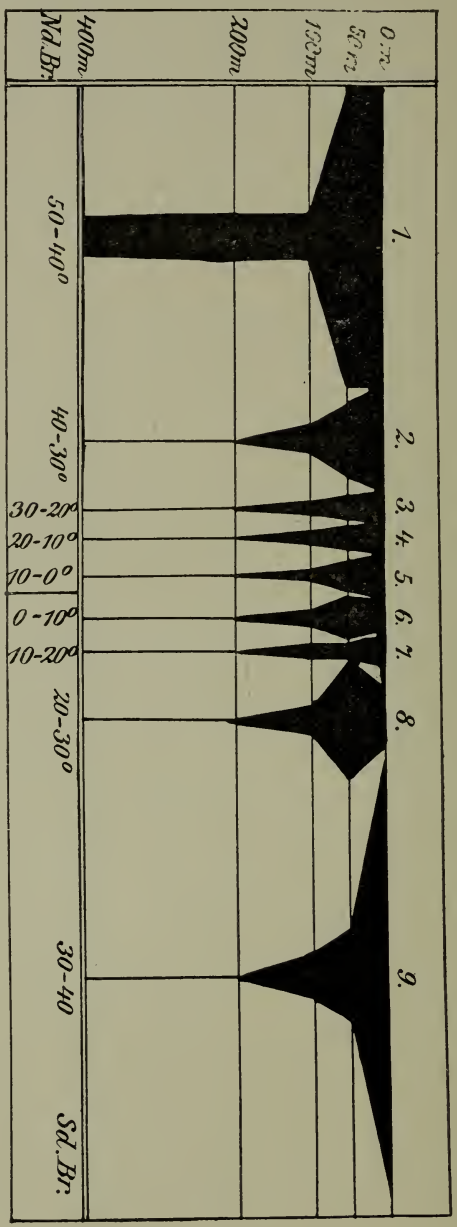
1. Planktonexpedition, VII.—XI. 89: im kühlen Wasser 5800, in den Tropen 3100 Copepoden.
2. Deutschen Antarktischen Expedition, V.—VII. 11: im kühlen Wasser 6000, in den Tropen 2500 Copepoden.

Danach war die Zahl der Copepoden im Norden rund doppelt so hoch wie in den Tropen. Bei dem Übergewicht, das dieser Tiergruppe zahlenmäßig im Ozean allen anderen Metazoen gegenüber zukommt (über 90% aller Individuen im kalten wie im warmen Wasser!) wird dieser Wert als für die Summe aller Gewebstiere gültig anzunehmen sein.

Viel bedeutender ist das Übergewicht der Pflanzen im kühlen Gebiet, deren Zahl nach den Zentrifugenfängen fünfmal so hoch war als in den Tropen.

Von der Oberfläche des Meeres zur Tiefe nimmt im allgemeinen die Bevölkerungsdichte schnell ab. Jedoch ist das Verhalten derselben entschieden viel komplizierter als man sich bisher vorgestellt hat. Da die Menge der Pflanzen notwendigerweise die Grundlage für das Auftreten aller anderen Planktonten abgibt, sind die Ergebnisse der Zentrifugenfänge von besonderer Wichtigkeit, um so mehr, da sie bisher die einzigen sind, bei denen quantitative Angaben aus einzelnen Tiefen vorliegen und wir also nicht auf Durchschnittswerte allein angewiesen sind. Figur 11 zeigt nun zunächst, wie die Volksdichte in den verschiedenen Zehn-Breitengrad-Feldern in den verschiedenen Tiefenschichten sich verhält. In sieben Feldern nimmt sie mit der Tiefe stetig ab, in zweien aber (6 und 8) ist sie in 50 m Tiefe am stärksten. Das Maximum liegt also nicht immer in 0 m, sondern schwankt in seiner Lage, wie wir noch weiter unten sehen werden. Unter 200 m Tiefe ist ferner die Volkszahl minimal, nur im ersten Feld bleibt sie noch beträchtlich; das ist aber lediglich bedingt durch die Ruhesporen

der Diatomeen, die hier in die Tiefe sinken. Es sind das also Verhältnisse, die nur vorübergehend auftreten. Die Abnahme der Bevölkerungsdichte in den Tropen tritt für alle Tiefen von 0—200 m sehr deutlich hervor.



Figur 11.

Wechsel der Bevölkerungsdichte der Planktonpflanzen im Atlantischen Ozean von 10 zu 10 Breitengraden in den verschiedenen Tiefenzonen (1 mm Breite = 500 Zellen in 1 Liter Wasser der betreffenden Tiefe).

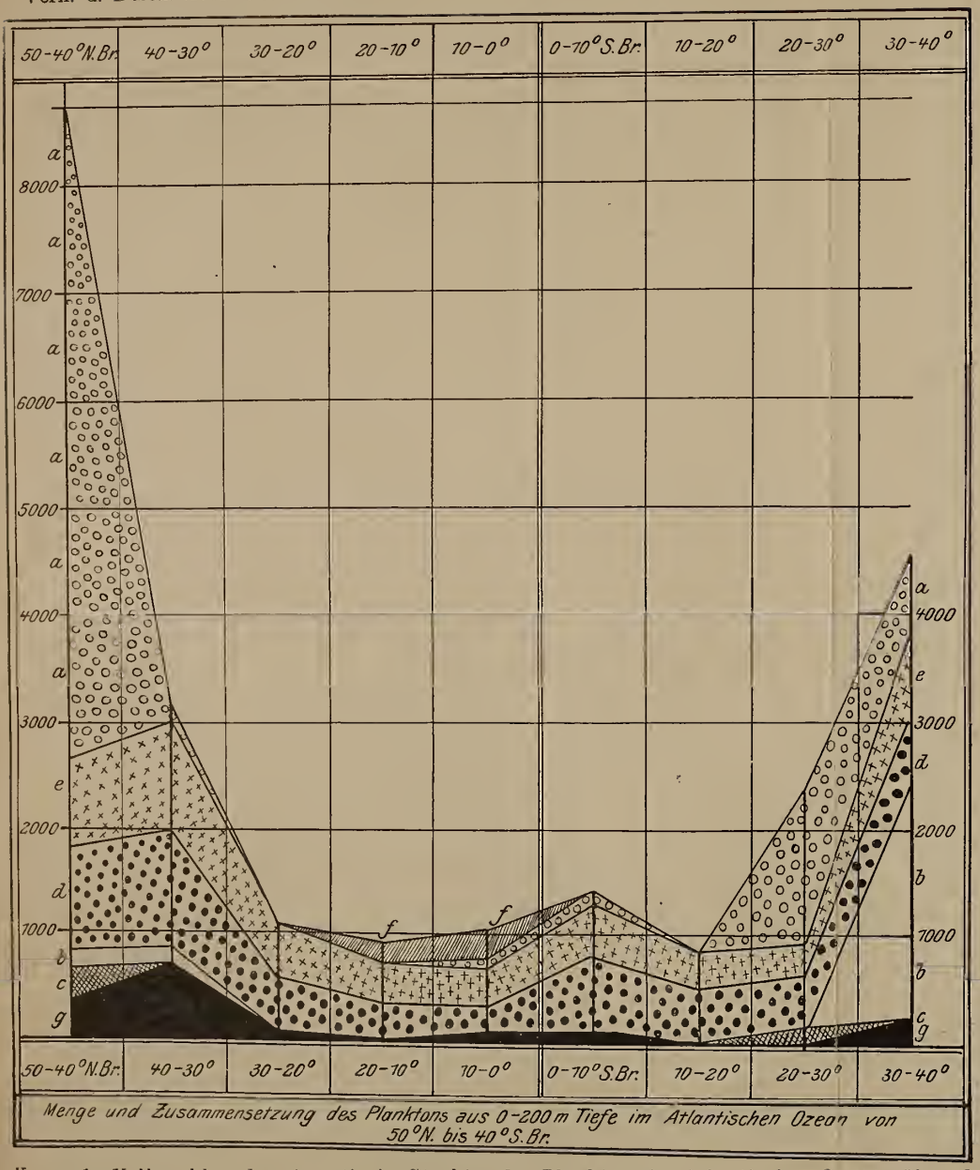
Auf Tafel I ist dann in der Kurve 2 die Bevölkerungsdichte einer einzelnen Art in dem ganzen Gebiete der Fahrtlinie von 50° n. B. bis 40° s. B. in ihrer vertikalen Verbreitung dargestellt. Die Gebiete gleicher Bevölkerungsdichte sind mit Linien umzogen und mit gleichartigen Zeichen ausgefüllt. Links ist Norden, rechts Süden, oben der Meeresspiegel, unten 800 m Tiefe; wo die Bevölkerungszahl unter 100 Zellen im Liter hinunterging, ist die Eintragung fortgelassen. Die weißen Felder bedeuten also nicht, daß hier die Art gefehlt hat, sondern nur, daß sie sehr selten war. Die Art ist die im ganzen Gebiet häufigste Coccolithophoride: *Pontosphaera huxleyi*, die sowohl als Nahrung für Planktontiere wie als Sedimentbildnerin am Meeresboden eine hohe Bedeutung im Meereshaushalte hat.

Man sieht sofort, daß die Linien gleicher Dichte in keiner Weise horizontal verlaufen, wie man das nach den allgemeinen Vorstellungen hätte erwarten sollen und ich auch zu finden erwartet hatte. Vielmehr treten eine Reihe von einander getrennter Maxima auf, um die sich die Gebiete geringerer Dichte konzentrisch lagern. Betrachten wir diese Maxima genauer, so finden wir sie in sehr verschiedenem Grade entwickelt. Am schwächsten ist das vom 26. VI. bis 3. VII., bei dem die Volkszahl unter 1000 im Liter bleibt; ihm schließt sich das im Süd-Äquatorialstrom gelegene Maximum vom 19.—24. VII. an, dessen höchste Dichte 2000 beträgt. Dann folgt die Kulmination vom 17.—25. VIII. mit nahezu 4000 Individuen im Brasilstrom und diejenige vom 23. V. bis 7. VI. in der Umgebung der Azoren, bei der die Volkszahl bereits 5000 Zellen überschritt. Den Höhepunkt bezeichnen die südlichsten und nördlichsten Stationen vom 30. VIII. bis 4. IX. im Falklandstrom und vom 14. V. vor dem englischen Kanal mit einer maximalen Volkszahl von 11500 resp. 6300 Individuen im Liter. Die Grenze zwischen dem nordatlantischen und südatlantischen Stromgebiet, die nicht mit dem Äquator zusammenfällt, liegt zwischen dem 17. und 19. VII.; jede Hemisphäre hat also drei Maxima und jedem der Nordhälfte entspricht eins der Südhälfte. Am schwächsten sind die beiden tropischen, am stärksten die beiden äquatorfernsten Maxima entwickelt.

Die Gebiete minimaler Volksdichte dringen von zwei Richtungen aus gegen die Maxima vor, von der Tiefe und von der Oberfläche: nur in zwei Stationen im Guineastrom (7. und 10. VII.) blieb die Bevölkerung in der ganzen Wassersäule minimal, sonst betrug sie

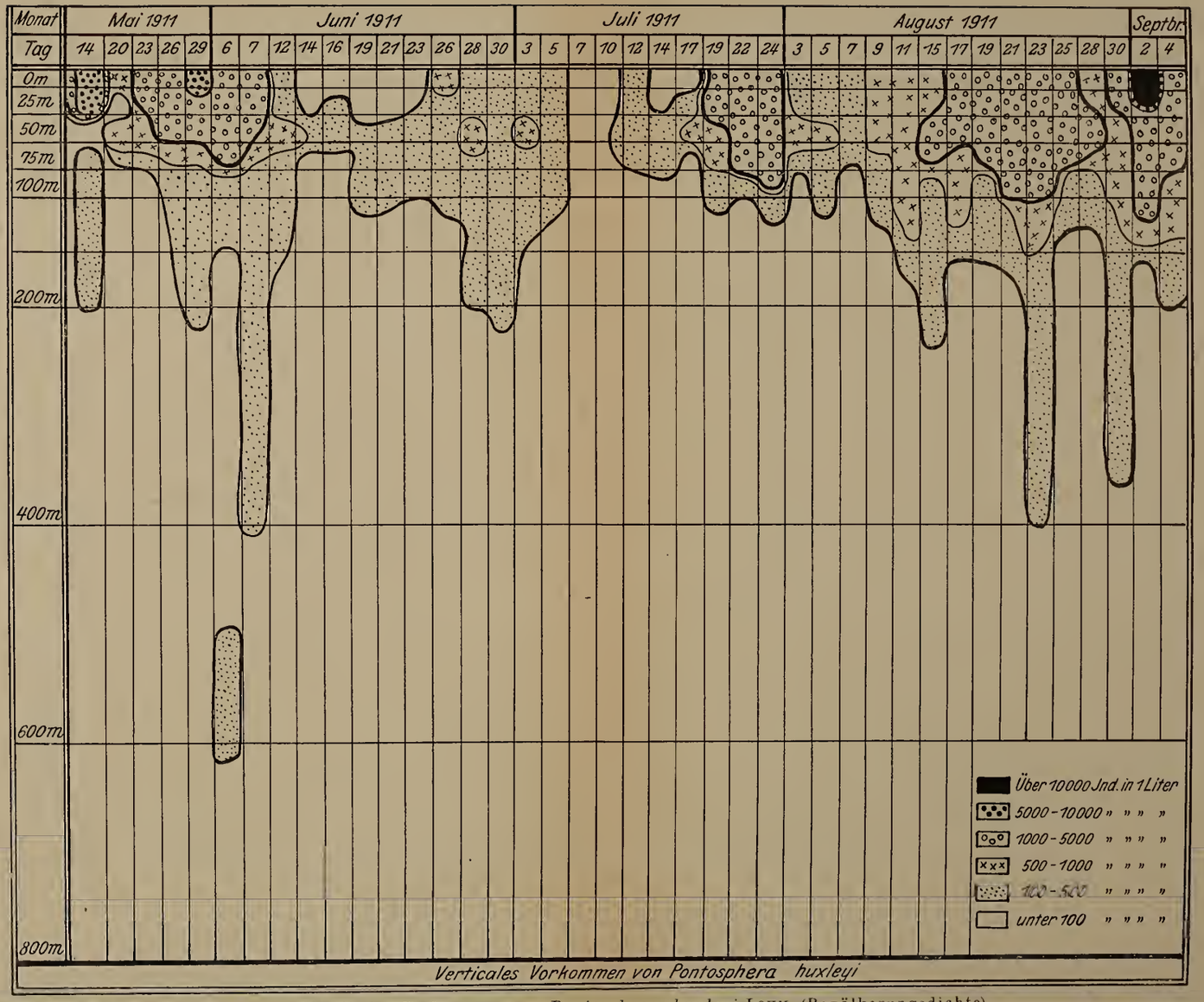
stets in einem Teile derselben mehr als 100 Individuen im Liter, und zwar reichte diese Zone in den Tropen meist von der Oberfläche bis 75 oder 100 m, in den kühlen Gebieten aber bis 150 und 200 m hinab. Doch gehen unter jedem Maximum diese Grenzen erheblich tiefer hinab. Nur an zwei Stellen im warmen Gebiet (14.—23. VI. und 14.—17. VII.) waren auch die oberen Schichten von 0—25 m arm bevölkert, und hier findet zugleich eine derartige Verarmung der tieferen Schichten statt, daß nur eine schmale Zone in 50 und 75 m dichter bevölkert bleibt. Diese Tiefenzone, die hier so auffällig bevorzugt erscheint. zeichnet sich nun auch bei den Maxima durch ihr Verhalten aus. Bei dem schwächsten Maximum (26. VI.—3. VII.) liegen die höchsten Volkszahlen am 28. VI. und 3. VII. (920 und 550) in 50 m Tiefe, während an der Oberfläche (26. VI.) nur 450 Individuen im Liter erreicht wurden. In den drei nächstfolgenden Maxima ferner (19.—24. VII.; 17.—25. VIII.; 23. V.—7. VI.) macht sich die Zunahme der Volkszahl zuerst in 50 m geltend (eine Station früher als an der Oberfläche) und zugleich sinkt die Volkszahl in dieser Tiefe am spätesten wieder auf die frühere Zahl hinab (ein bis zwei Stationen später als an der Oberfläche). Nur in den beiden äquatorfernsten Maxima tritt dieses Verhalten nicht hervor; hier sind die obersten Schichten, soweit sich das erkennen läßt (30. IX.), von Anfang an bevorzugt. Es fällt aber noch eine weitere Gesetzmäßigkeit in der Bewegung der Volksdichte auf, daß nämlich die höchste Volkszahl bei dem am schwächsten entwickelten Maximum in 50 m Tiefe liegt, aber bei allen anderen Maxima an der Oberfläche gefunden wurde (19.—24. VII.: 2200 gegenüber 1700; 17.—25. VIII.: 3800 gegenüber 3700; 23. V.—6. VI.: 5400 gegenüber 3000; 30. VIII. bis 4. IX.: 11500 gegenüber 4400; 14. V.: 6300 gegenüber 250). Es bestätigt dies also, daß die Zunahme der Bevölkerung in der Tiefe beginnt; hat sie aber eine gewisse Höhe erreicht, dann greift die Zunahme nach der Oberfläche hin weiter um sich und erreicht hier sehr bald weit höhere Werte als in der Tiefe, von der sie ausging. Zugleich breitet sie sich, wie die Tafel zeigt, auch nach der Tiefe hin aus, ohne jedoch hier die gleiche Zahl wie in 50 m Tiefe zu erreichen.

Das Optimum der Vermehrung liegt also für *Pontosphaera huxleyi,* jedenfalls in den wärmeren Teilen des Ozeans, in 50 m Tiefe; es ist das verständlich nach dem was uns von den Teilungsvorgängen bei Diatomeen und Peridineen bekannt ist, die entweder in der Nacht oder den frühen Morgenstunden am zahlreichsten er-



Kurve 1: Volkszahl nnd systematische Struktur des Planktons im Atlantischen Ozean während der Ausreise der Dentschland 1911.

Aus den Zentrifugenfängen sind für je 10 Breitengrade die Durchschnittswerte für 1 Liter Wasser aus 0—200 m Tiefe berechnet und auf den in der Mitte jedes Feldes gezogenen Ordinaten für jede einzelne Organismengruppe abgetragen. Es bezeichnet: *a* Diatomeen, *b* nackte Phytoflagellaten, *c* Phaeocystis, *d* Coccolithophoriden, *e* Peridineen, *f* Trichodesmium, *g* Protozoen. — Der Äquator ist durch eine Doppellinie gekennzeichnet.



Kurve 2: Vertikales Vorkommen von *Pontosphaera huxleyi* Lohm. (Bevölkerungsdichte).

Die horizontalen Linien geben die Tiefen von 0, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 600, 800 m an; die vertikalen grenzen 41 Stationen ab, deren Datum in der Kopfleiste angegeben ist. Nach den an jeder Station in den einzelnen Tiefen durch Zentrifugierung nachgewiesenen Mengen von *P. huxleyi* sind dann die Wassermassen mit gleich dichter Bevölkerung abgegrenzt, indem „Linien gleicher Dichte" gezogen wurden, und zwar für die Dichte von 10000, 5000, 1000, 500 und 100 Individuen in 1 Liter Wasser. Näheres siehe im Text Seite 85—87.

folgen und am Tage ganz aufhören oder sehr selten sind. Sonnenlicht, das für die Assimilation so notwendig ist, hemmt also die generativen Vorgänge, und so ist es erklärlich, daß die letzteren in einer relativ geringen Tiefe, wohin das Sonnenlicht überhaupt nur kurze Zeit und sehr abgeschwächt hingelangt, am besten ablaufen und sobald die übrigen Bedingungen gegeben sind, am ersten zu einer wahrnehmbaren Steigerung der Volkszahl führen, aber auch am längsten bei sonst abnehmender Gunst der Bedingungen wirksam bleiben. Erst wenn die übrigen Bedingungen weit günstiger geworden sind, beginnt die Vermehrung in den höheren und tieferen Schichten wirksam zu werden, wo sie deshalb auch schneller wieder zurückgeht. Daß aber trotzdem die Volksstärke an der Oberfläche schließlich ihr Maximum erreicht, kann nur dadurch erklärt werden, daß gleichzeitig eine Emporwanderung von Zellen aus 50 m Tiefe und den darunter liegenden Schichten zur Oberfläche erfolgt, die mit Forderungen des vegetativen Lebens verknüpft sein muß.

Die folgende, kleine Tabelle zeigt endlich, was auch bei *Pontosphaera huxleyi* schon hervortrat, daß die Menge der Pflanzenindividuen mit der Zunahme der geographischen Breite sich bis in größere Tiefen hinab hoch erhält und daher in den Tropen nicht nur die Oberfläche, sondern vor allem auch die Tiefe verarmt. Dies hängt wahrscheinlich mit der Vertikalzirkulation zusammen, die nach dem Äquator zu sehr schwach wird und hier in der Tiefe große Sauerstoffarmut bedingt.

Wechsel der Bevölkerungsdichte der Planktonpflanzen mit der geographischen Breite in den verschiedenen Tiefenzonen (Zahlen f. 1 Liter).

Geogr. Breite	Nördliche Breite					Südliche Breite			
	50–40°	40–30°	30–30°	20–10°	10–0°	0–10°	10–20°	20–30°	30–40°
1. 0 m	**20000**	**7000**	**1800**	**2000**	**3000**	**2000**	**2000**	**4000**	**30000**
2. 50 „	**20000**	**5000**	**1600**	**1500**	**2000**	**3000**	**1000**	**8000**	**6000**
3. 100 „	**3000**	**2000**	**1000**	700	400	800	950	**2000**	**3000**
4. 200 „	**3000**	200	200	*80*	100	200	200	200	300
5. 400 „	**2500**	100	*30*	*5*	*60*	*90*	*3*	*40*	100
0—400 m	**6000**	**2000**	600	500	600	600	500	**2000**	**3000**

Der zuerst von der Plankton-Expedition gebrachte Nachweis, daß die Tropengebiete des atlantischen Ozeans auffällig spärlich von Plankton bevölkert sind, während die Gebiete kühleren Wassers im allgemeinen eine erheblich dichtere Besiedelung

zeigen, hat eine Reihe sehr bemerkenswerter Erklärungsversuche hervorgerufen. Bisher hat sich allerdings die Richtigkeit keiner derselben beweisen lassen; sie sind aber als Arbeitshypothesen von großem Werte.

Zunächst ist Hensen[41] von der naheliegenden Voraussetzung ausgegangen, daß diese spärliche Bevölkerung warmen Wassers durch die Ungunst der Ernährungsverhältnisse bedingt sei, und zwar auf einer Armut an den für die Planktonpflanzen unentbehrlichen anorganischen N-Verbindungen im Wasser beruhe. Wie Reinke[87] dargelegt hat, erhält das Meer seine Stickstoffnahrung einmal von der Küste und dann aus der über ihm ruhenden Atmosphäre stetig zugeführt. Detritus toter Pflanzen und Tiere, Fäkalmassen und gelöste Stoffwechselprodukte werden von den Organismen des Meeresbodens direkt im Meere gebildet und von den Bewohnern des Landes und Süßwassers fortgesetzt durch die Ströme dem Ozean zugeführt. Der Stickstoff der Luft aber wird zum Teil auf physikalischem Wege (durch elektrische Vorgänge) in gebundene Form übergeführt und durch die atmosphärischen Nierderschläge in das Meer geleitet, zum Teil aber vom Wasser absorbiert und durch Stickstoffbakterien direkt assimiliert. Die Ergiebigkeit dieser Quellen kennen wir nur sehr unvollkommen; nach Brandt[11] hätte man für die Zufuhr seitens der Flüsse 0,03 mg pro 1 cbm im Jahr anzunehmen, nach Reinke[87] wäre der jährliche Betrag für die Zufuhr aus den atmosphärischen Niederschlägen auf nur 0,5 gr für 1 qm Ozeanfläche anzunehmen. Nur soviel ist ohne weiteres klar, daß die Küstengebiete jedenfalls bei weitem die reichste Zufuhr erhalten; ferner werden die atmosphärischen Niederschläge in den Tropen niedriger sein als in den kühlen und kalten Gebieten, und infolge des Mangels an Schnee, Hagel und Nebel, die weit reicher an Ammoniak und Salpetersäure sind als Regenwasser, die Wirkung derselben bedeutend hinter denen höherer Breiten zurückstehen. Ein besonderer Reichtum der Küstengebiete und eine Armut der Tropen wäre also schon aus der Zufuhr der Nährstoffe zu vermuten, worauf auch Hensen schon 1890 hinwies.

Brandt[11, 12, 16] hat dann in einer Reihe gedankenreicher Arbeiten nicht nur diese Anschauung durch neues Material weiter zu stützen gesucht, sondern auch eine Hypothese aufgestellt, die die Armut des Tropenwassers an diesen Nährstoffen erklären würde. Sie geht davon aus, daß dem Meere fortwährend N-Verbindungen zugeführt werden und daher im Laufe der langen Zeiträume, während der dieser Import bereits währt, längst eine Verjauchung des Meeres

eingetreten sein müßte, wenn nicht eine fortgesetzte Zerstörung stattfände und dadurch die Möglichkeit der Herstellung eines konstanten Gehaltes gegeben sei, wie wir ihn im Meere gegenwärtig voraussetzen müssen. Diese Reduktion soll nun nach Brandt durch denitrifizierende Bakterien ausgeführt werden, deren Verbreitung im Meer durch Gran, Baur, Feitel [1]) u. a. nachgewiesen ist. „Bei etwa 25° C dauert der Vorgang (der Denitrifizierung einer Nährlösung) nur wenige Tage, er verlängert sich bedeutend mit fallender Temperatur und nimmt in der Nähe des Gefrierpunktes ungefähr eben soviel Monate in Anspruch wie Tage bei 20° C.“ In den tropischen Gewässern muß also, wenn der Gehalt des Wassers an anorganischen Stickstoffverbindungen tatsächlich von der Tätigkeit dieser Bakterien abhängt, dieser kleiner sein als in den kühlen und vor allem den kalten polaren Wassern. Ist ferner von diesen Nährstoffen die Entwicklung der Planktonpflanzen, wie Hensen und Brandt annehmen, bedingt, so werden wir die üppigste Planktonflora in den Polargebieten, die kärglichste Planktonvegetation in den Tropen finden müssen, und das gleiche Verhalten muß natürlich die von ihr abhängige Tierwelt zeigen.

Durch eine große Zahl sorgfältigster Untersuchungen des Gehaltes des Meereswassers an anorganischen N-Verbindungen, um deren exakten Nachweis sich Raben [2]) hervorragende Verdienste erworben hat, ist die Verbreitung derselben bekannt geworden. Sie bestätigt indessen keineswegs ohne weiteres Brandts Hypothese. Während der Gehalt an NH_3 überall annähernd konstant ist, schwankt der an HNO_2 und HNO_3 erheblich, und zwar sind die südlichen hohen Breiten sehr reich, von da nimmt der Gehalt nach dem Äquator zu konstant ab, steigt dann aber weiter nördlich nicht wieder in gleicher Weise an, sondern hält sich bis weit in das kühle Gebiet hinein auf etwa gleicher Höhe, während die Bevölkerungsdichte des Planktons im Meere auf beiden Hemisphären in gleicher Weise mit abnehmender Temperatur ansteigt [3]). Neuerdings hat nun Brandt [14] in den Berichten der internationalen Meeresforschung eine kurze Mitteilung gegeben,

---

[1]) Gran, Studien über Meeresbakterien, Bergens Museum. Aarbog 1901. — Bauer, Über zwei denitrifizierende Bakterien aus der Ostsee, Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. N. F. Abt. Kiel, Bd. VI. — Feitel, Beiträge zur Kenntnis denitrifizierender Meeresbakterien, eod. loco, Bd. VII, 1903.

[2]) Raben. Über quantitative Bestimmung von Stickstoffverbindungen im Meerwasser, eod. loco, Bd. VIII, 1905 und 1910.

[3]) Gebbing, Über den Gehalt des Meeres an Stickstoffnährsalzen, Internat. Rev. Hydrob. Hydrogr. Bd. III, Heft 1—2. 1910.

nach der es ihm gelungen ist, eine Parallelität zwischen der Abnahme des N-Gehaltes und der Zunahme der Temperatur nachzuweisen. Aber es liegt das Beobachtungsmaterial noch nicht vor, und es sind bisher die widersprechenden Ergebnisse der Südpolar-Expedition nicht widerlegt.

Während Brandt voraussetzt, daß ebenso wie bei den landwirtschaftlichen Betrieben des Menschen Liebig's Gesetz vom Minimum auch in der Natur und im Meere Gültigkeit hat, verneint Nathansohn[73] dies energisch, indem er darauf hinweist, daß in der Kultur der Mensch den jedesmaligen Ertrag an neugebildeter Pflanzensubstanz in der Ernte dem Acker entführt und dieser Verlust sehr schnell zu einer Erschöpfung der Nährstoffe im Boden führen muß, wenn nicht durch die Düngung immer wieder neue Nährstoffe zugeführt werden. Diese Zufuhr aber muß natürlich gemäß dem Gesetze vom Minimum erfolgen, weil sie eben einem abnorm erschöpften Boden wieder aufhelfen soll. In der Natur aber und ganz besonders im Meere beim Plankton findet fortwährend Selbstdüngung durch die Exkremente der Tiere und die absterbenden Organismen statt, so daß normalerweise gar keine derartige Reduktion der Nährstoffe eintreten kann, daß das Gesetz vom Minimum in Kraft treten müßte. Die Besiedelungsdichte irgendeines Wassers wird vielmehr nach Nathansohn von den verschiedensten Faktoren bestimmt, deren wichtigste die von Hensen bereits 1887[38] als ausschlaggebend erkannten Werte der Vermehrungs- und der Vernichtungsgröße sind. Jede Eigenschaft des Wassers, die einen dieser Faktoren beeinflußt, ändert auch die Volkszahl. So können neben den N-Verbindungen die verschiedensten Stoffe durch Steigerung des Stoffwechsels von großer Bedeutung werden und vor allem die Exkrete der Organismen zu einer Hemmung der Lebenstätigkeiten führen, wenn nicht für ihre stete Fortführung gesorgt ist. Nathansohn[73] stellt daher die Hypothese auf, daß Reichtum oder Armut eines Meeresteiles an Plankton nicht abhängig ist von den im Minimum vorhandenen Nährstoffen und der Menge und Tätigkeit denitrifizierender Bakterien, sondern lediglich davon, ob das betreffende Wasser einer regen Zirkulation unterworfen ist oder mehr oder weniger stagniert. Wechselreiche und wechselarme Meeresgebiete sind daher zu unterscheiden; erstere sind dicht, letztere spärlich bevölkert, einerlei, ob sie in den Tropen oder in den Polargebieten liegen. Dort sorgt die Zirkulation für stete Erneuerung aller Bestandteile und erhält das Wasser dauernd auf der Höhe seiner Zeugungskraft, hier werden die

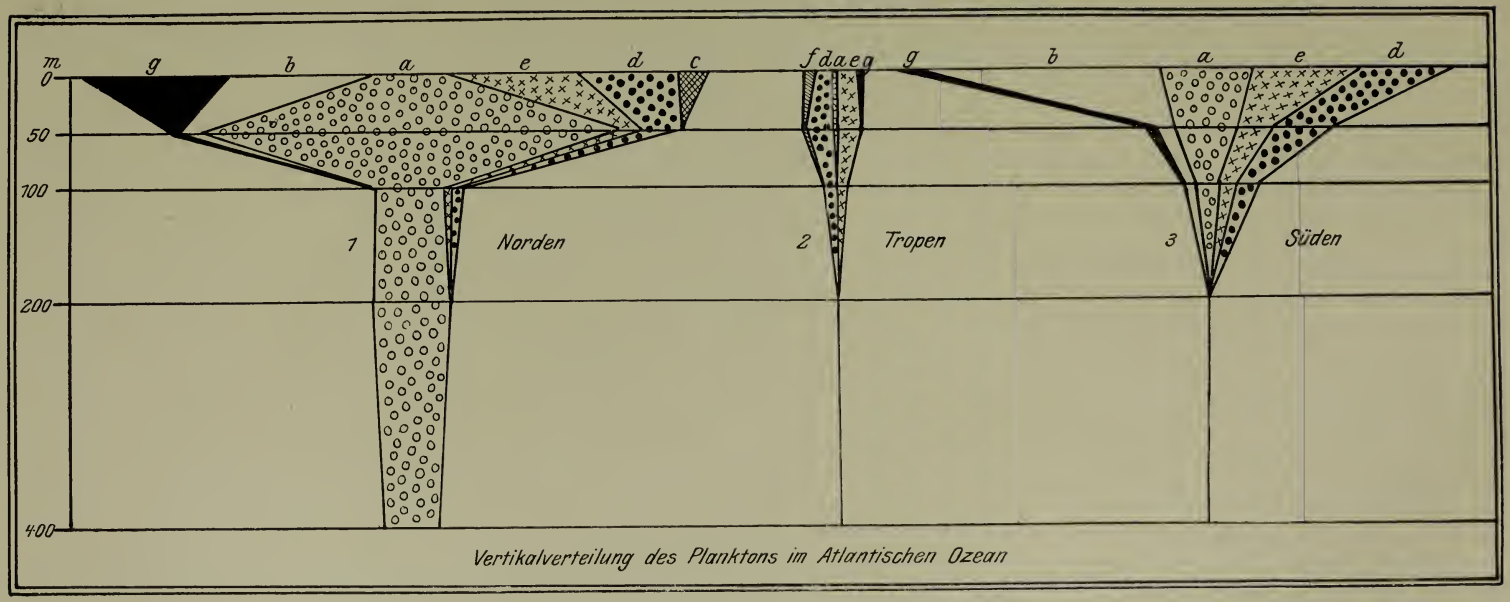
Nährstoffe allmählich reduziert, die schädlichen Stoffwechselprodukte angehäuft, die Zeugungskraft aber dadurch stetig herabgesetzt. Gebiete, in denen Küstenwasser und Wasser der Hochsee, Tiefenwasser und Oberflächenwasser, polares und tropisches Wasser sich mischen, sind daher planktonreich; Gebiete, in denen solcher Austausch fehlt, wie in den Halostasen und den küstenfernen Abschnitten der Zirkelströme sind dagegen planktonarm. Auch in den polaren Gebieten kommt ganz planktonarmes, in den Tropen auch sehr planktonreiches Wasser vor. Auch diese Hypothese ist nicht einwandfrei als richtig erwiesen; sie erklärt eine große Menge von Erscheinungen ungezwungen und zieht in ganz anderer Weise als Brandt's Hypothese alle hydrographischen und biologischen Faktoren heran. Es bleibt aber noch zu prüfen, ob nicht doch in den Tropen die Gebiete stärkster Besiedelung, wie z. B. die Mündungsgebiete großer Ströme, die Buchten, Gebiete mit aufsteigendem kühlen Tiefenwasser usw. stets erheblich hinter den gleichen Kulminationsgebieten der höheren Breiten zurückbleiben.

Nach Brandt's Hypothese müssen die warmen Meere, da sie infolge der vermehrten Tätigkeit der denitrifizierenden Bakterien eines Teiles ihrer wichtigsten Pflanzennährstoffe beraubt werden, an Produktion hinter den kühleren Meeresgebieten zurückstehen, d.h. im Laufe eines Jahres weniger Plankton hervorbringen als diese im gleichen Zeitraum. Daß das der Fall ist, kann aber bisher nicht als erwiesen gelten und es sind von verschiedenen Seiten erhebliche Bedenken dagegen geäußert. Volksbestand und Produktion brauchen keineswegs einander parallel zu gehen und müssen um so mehr divergieren, je verschiedener die Schnelligkeit der Entwicklung und die Lebensdauer der einzelnen Generationen sind. Dies muß am stärksten bei den Protisten sich geltend machen, die durch einfache Teilung sich fortpflanzen, da hier die Zahl der Generationen im Jahre und daher auch der Unterschied in der Zeugung am größten ist. In der Tat fand sich, daß die einzelligen Pflanzen im kühlen Gebiete fünfmal zahlreicher sind als in den Tropen, während die Gewebstiere dort nur zweimal so häufig auftreten. Außerdem sind wir über den Jahresverlauf der Planktonentwicklung in den Tropenmeeren noch so gut wie gar nicht unterrichtet, und vor allem fehlen uns vergleichbare Werte für die Jahresentwicklung in der Flachsee und in der Hochsee beider Gebiete. Ferner stammen fast alle bisher veröffentlichten Untersuchungen der kalten Meere, die uns Aufschluß geben könnten, aus Flachsee- und Küstengebieten, während es wichtig wäre

Zählungen gerade aus der polaren Hochsee mit solchen aus der tropischen Hochsee vergleichen zu können. Es käme da vor allem die Antarktis in Frage, denn in der Arktis ist der Einfluß der Küste schwer ganz auszuschließen. Von großer Bedeutung wäre endlich eine planmäßige Untersuchung des größten Ozeanbeckens, des Pazifischen Ozeans, der sehr planktonarm sein soll. Über den Planktongehalt des Indischen geben uns hoffentlich recht bald die quantitativen Untersuchungen Apsteins an Bord der Valdivia Aufschluß. Es scheint nach den Appendicularien, als ob dieses kleinste Ozeanbecken trotz seiner hohen Wassertemperatur ganz besonders reich wäre.

Hensen[43] hat auf Grund der Bevölkerungsdichte eine Bonitierung der verschiedenen, von der Planktonexpedition durchfahrenen Gebiete ausgeführt. Am einfachsten wäre es sicherlich, die Höhe der Gesamtbevölkerung, also z. B. die Individuenzahl pro Quadratmeter Meeresfläche oder pro Kubikmeter Wasser direkt als Maßstab zu nehmen. Anderseits könnte man auch das Volumen oder Gewicht des Planktons oder den aus der chemischen Zusammensetzung berechneten Brennwert der Bonitierung zugrunde legen. Hensen hat einen andern Weg eingeschlagen. Er berechnet zunächst für eine möglichst große Zahl von Arten oder Gattungen derjenigen Gebiete, die gegen einander abgeschätzt werden sollen, die Bevölkerungsdichte in jedem einzelnen Gebiete und stellt den Prozentsatz fest, den die Individuenzahl jeder Form in dem einzelnen Gebiete von der Summe ausgemacht, die alle Gebiete zusammen für sie ergeben. Dadurch wird erreicht, daß das Gedeihen der verschiedenen Formen überhaupt miteinander vergleichbar wird. Dann werden für jedes Gebiet alle Prozentteile sämtlicher Formen addiert und aus dieser Summe die Durchschnittszahl pro Art berechnet. Diese Zahlen geben dann die Bonitierungswerte für die Gebiete an, indem sie zum Ausdruck bringen, in welchem Gebiete die relative Volkszahl der verschiedenen Formen, die sein Plankton zusammensetzen, durchschnittlich am höchsten ist. Zugleich bezeichnet Hensen den Ort, an dem eine Form ihre höchste Volkszahl erreicht, als den ihrer Eutokie, und den Grad, um welchen sie in ihrer Eutokie die mittlere Volkszahl überschreitet, als ihre Pleonexie.

3. Die Struktur des Planktons und ihr Wechsel in Zeit und Raum gestattet uns, noch weiter in das Bevölkerungsproblem einzudringen, und schließlich wird eine Lösung nur durch das intensive Studium dieser Organisation der ganzen Lebensgemeinschaft zu erwarten



Figur 12.

Vertikale Verteilung des Planktons im Atlantischen Ozean nach Bevölkerungsdichte und systematischer Struktur. Die horizontalen Linien geben die Tiefen von 0, 50, 100, 200, 400 m an, auf denen die Mengen der in 1 Liter Wasser der betreffenden Tiefe gefundenen Organismen abgetragen sind. Die Kurven zeigen also die Zu- und Abnahme jeder einzelnen Gruppe sowie der gesamten Volkszahl mit der Tiefe. Es bezeichnet: *a* Diatomeen, *b* nackte Phytoflagellaten, *c* Phaeocystis, *d* Coccolithophoriden, *e* Peridineen, *f* Trichodesmium, *g* Protozoen (wesentlich nackte Monadinen). Kurve 1 gibt die Durchschnittswerte aus dem Gebiete nördlich der Azoren (cfr. Fig. 10), wo die Diatomeen zur Zeit der Beobachtung in starker Dauersporenbildung begriffen waren. Kurve 2 gibt die Durchschnittswerte aus den Tropen. Kurve 3 gibt die Durchschnittswerte aus dem kühlen Gebiete des Südens, wo die Diatomeen erst im Beginne der Wucherung sich befanden.

sein. Wir können dieselbe von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus untersuchen. Das einfachste ist, die einzelnen systematischen Gruppen: Arten, Gattungen, Familien usw. als Bausteine zu betrachten und so die „systematische Struktur“ zu studieren. Sie bildet zugleich die notwendige Voraussetzung jeder weiteren Forschung und ist daher von ganz besonderer Bedeutung. Die Figuren 12 und die Kurve 1 auf Tafel I geben z. B. die systematische Struktur des Planktons im Atlantischen Ozean während der Fahrt der Deutschland. Eingetragen sind die Volkszahlen der Pflanzenfamilien und der Tiere. Die letzteren, von denen für die Raumeinheit von 1 Liter nur die Protozoen in Frage kommen, sind durch schwarze Flächen wiedergegeben; man sieht also sofort das enorme Übergewicht der Pflanzen gegenüber den Tieren. Auf Tafel I ist die durchschnittliche Zahl für jedes 10°-Feld berechnet, die Äquatorlinie ist durch eine doppelte Linie gekennzeichnet. Gleichmäßig im ganzen Gebiet häufig sind nur die Coccolithophoriden (d) und die Peridineen (e); alle anderen sind auf das kühle oder warme Gebiet vollständig oder nahezu vollständig beschränkt. *Trichodesmium* (f) kommt nur im tropischen Gebiete nördlich vom Äquator in solcher Menge vor, daß seine Menge hier zum Ausdruck kam; die Diatomeen (a), nackten Phytoflagellaten (b), *Phaeocystis* (c) und die Protozoen (nackten Monadinen) (g) erreichen nur in den beiden kühlen Gebieten irgendwelche Bedeutung, wobei im Norden die Diatomeen, im Süden die nackten Phytoflagellaten das Übergewicht haben. Fig. 12 zeigt die Struktur in vertikaler Ausdehnung und in Durchschnittswerten für jedes der drei Hauptgebiete. Sie ist ohne weiteres verständlich; im Norden tritt wiederum die Wirkung der in die Tiefe niedersinkenden Ruhesporen der Diatomeen hervor.

Nach der Feststellung dieser „systematischen Struktur“ kann man nun zur Untersuchung der biologischen Struktur gelangen, indem man diejenigen Verhältnisse feststellt, welche die Beziehungen der Organismen der Lebensgemeinschaft zueinander ausmachen.

Ein derartiges Verhältnis kommt bereits in der Individuenzahl unmittelbar zum Ausdruck, das ist: die Zahl der Werkstätten oder Betriebe, über die eine systematische Gruppe verfügt und von der ihre Vermehrungskraft und damit ihre Widerstandskraft gegen Feinde und Ungunst der Verhältnisse abhängt. Aber schon die Schnelligkeit der Vermehrung ist bei den verschiedenen Planktonten sehr verschieden und ebenso die Lebensdauer der einzelnen Generation. Einzellige und Gewebstiere gehen hierin weit auseinander. Will man

daher die jährliche Produktion des Planktons bestimmen, so muß man den durchschnittlichen Vermehrungsfuß, die durchschnittliche Zahl von Generationen im Jahr und die Vernichtungsgröße kennen, der die verschiedenen Organismengruppen ausgesetzt sind. Diese Faktoren sind sämtlich exakter Untersuchung zugängig. Der Vermehrungsfuß kann vor allem bei den Pflanzen, auf die es hierbei überhaupt in erster Linie ankommt, durch Kulturen direkt festgestellt werden, ebenso die Lebensdauer des einzelnen Individuums. Ein Vergleich zwischen den wirklich beobachteten Individuenzahlen und denen, die durch den Vermehrungsfuß gefordert werden, ergibt die Höhe der Vernichtung, der die betreffende Organismengruppe ausgesetzt gewesen ist. Dadurch bekommen wir also die beiden wesentlichsten Faktoren des Kampfes um das Dasein: Vermehrungsfuß und Vernichtungsfuß in unsere Gewalt. Bisher sind aber unsere Kenntnisse in dieser Beziehung noch sehr gering. Hensen[40] wies auf der Nordsee-Expedition 1895 nach, daß nach seinen Funden auf jede ausschlüpfende Dorschlarve 2,8 abgelegte Eier zu rechnen sind, also $^1/_3$ der Eier gar nicht zum Ausschlüpfen kommt. Ebenso berechnete er für Copepoden (*Oithona*) der westlichen Ostsee, daß die Nauplien einen täglichen Verlust von 6,4 %, die reifen *Oithona* dagegen nur von 2 % erleiden. Für *Sceletonema* der Ostsee rechnet Hensen einen Necrotokus oder Todesverlust von etwa 10 %.

Man kann jedoch nicht bei der Individuenzahl stehen bleiben, wenn man die Bedeutung der verschiedenen Planktonten im Stoffwechsel feststellen will. Vielmehr wird man dann die Gruppierung nach systematischen Gruppen aufgeben müssen und an ihre Stelle biologische Gruppen setzen müssen. Zunächst käme da natürlich das Verhältnis von Produzenten zu Konsumenten in Betracht.

Es sind nicht alle Pflanzen als Produzenten zu rechnen, da viele derselben nicht assimilieren, weil sie kein Chromophyll besitzen. Von den atlantischen Gymnodinien erwiesen sich z. B. nicht weniger als 75 % als farblos; bei der großen Individuenzahl kann das nicht vernachlässigt werden. Man kann aber ferner nicht Produzenten und Konsumenten nach ihrer Individuenzahl miteinander vergleichen, da das zum größten Teil, soweit dabei Gewebstiere und Protisten in Betracht kommen, ganz unvergleichbare Größen sein würden. Man hat also nach einer Methode zu suchen, durch die es gelingt, diese verschiedenen Einheiten vergleichbar zu machen. Lohmann[61] hat das Volumen der lebenden Masse der einzelnen Formen zugrunde gelegt, Pütter[83] hat die Oberfläche derselben als Einheit genommen, Hensen[38] und nach ihm

Brandt[10] haben die chemische Zusammensetzung zum Ausgangspunkt gewählt. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß allein die letztere Methode einen zuverlässigen Maßstab liefern wird. Es ist aber sehr schwer, über die chemische Zusammensetzung der wichtigeren Gruppen, zu denen außer den Diatomeen und Peridineen vor allem auch die Coccolithophoriden und nackten Phytoflagellaten gehören, sichere Auskunft ohne Kulturen zu erhalten, die bisher für diese Formen nicht gelungen sind. Die auf Veranlassung von Brandt durch Chemiker ausgeführten Untersuchungen ergaben, daß 1 Copepod etwa 150 Ceratien oder 1500 Chaetoceras an Trockengewicht gleichzusetzen seien. Aus dem Durchschnittsgehalt dieser Organismen, die leicht mit Netzfängen in größerer Menge zu erhalten sind, an Eiweiß, Kohlehydraten, Fetten und Asche ließ sich dann auf Grund der systematischen Struktur der Fänge ihre chemische Struktur annähernd feststellen, so daß Brandt imstande war, 1897[1]) unserer Gesellschaft die ersten graphischen Darstellungen davon vorzulegen. Da ihnen nur Netzfänge zugrunde lagen, konnten sie naturgemäß kein richtiges Bild der wirklichen Verhältnisse geben. Pütter[83] hat dann später eine Umrechnung auf die mit Zentrifuge, Filter und Netz ausgeführten Ergebnisse von Lohmann's Untersuchungen bei Laboe vorgenommen und das so gewonnene Material in der weitgehendsten Weise unter physiologischen Gesichtspunkten verarbeitet.

Das Ziel aller dieser Untersuchungen über die Struktur des Planktons ist natürlich, Einblick zu gewinnen in das Zusammenwirken der drei biologischen Komponenten jeder Lebensgemeinschaft: der Produzenten, Konsumenten und Reduzenten, oder, da das Plankton das Leben im Meere beherrscht, den Stoffwechsel des Meeres aufzuklären. Diese Aufgabe ist von Hensen zuerst gestellt, der 1887 seine Arbeit über das Plankton mit folgenden Sätzen begann: „Das mit dem Namen „Auftrieb" bezeichnete Material, welches von Zoologen und Botanikern, seit den bahnbrechenden Arbeiten von Johannes Müller, so vielfach untersucht worden ist und mit feinen durchlässigen Netzen gefischt wird, hat, neben seinem Interesse für Systematik und Anatomie, ohne Zweifel für den ganzen Stoffwechsel des Meeres eine große Bedeutung. Diese Arbeit versucht es, dem bezüglichen Stoffwechsel näher zu treten." Hensen hat zunächst mit wahrhaft genialem Blick

---

[1]) Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht; diese Verhandlungen, 1897.

die Möglichkeit erkannt, die das Plankton als willenlos treibendes Material durch die Gesetzmäßigkeit und relative Gleichmäßigkeit seiner Verteilung im Wohngebiet gewährte, erfolgreich diesem großen Probleme näherzutreten. Er hat die notwendigen quantitativen Methoden des Fanges und der Fanganalyse geschaffen und gezeigt, wie man aus dem jeweiligen Volksbestande durch Untersuchung des Vermehrungsfußes und der Vernichtungsgröße zu einer Bestimmung der Produktion gelangen kann. Durch Einführung der Filter- und Zentrifugenfänge sind wir dann in den Stand gesetzt den Bestand und die Zusammensetzung, die das Plankton in der Natur besitzt, festzustellen, während die Netzfänge uns nur einen nicht näher bestimmten Bruchteil lieferten, dessen Zusammensetzung sehr wesentlich von der des im Wasser lebenden Planktons abwich. Mittelst der Zentrifuge wird es sogar möglich sein, unabhängig von Kulturen, die Menge der im Wasser enthaltenen Bakterien quantitativ festzustellen; nur müßten zu diesem Zwecke die Schöpfproben, wie Gran[35] das jetzt für Diatomeen, Peridineen und Ciliaten empfiehlt, mit Konservierungsmitteln versetzt werden, damit eine nachträgliche Vermehrung der Bakterien ausgeschlossen wird. Hierzu könnte man wahrscheinlich am besten Formol nehmen und bei Salzwasserproben nach der ersten Zentrifugierung, um das Salz völlig zu entfernen, das abgegossene Meerwasser ein- oder mehrmals durch destilliertes Wasser ersetzen. Dann würde man das Sediment mit den Bakterien der üblichen Färbungsmethode unterwerfen und durch Auszählung auf der Zählplatte die Menge der Bakterien feststellen können. Bisher sind nur von Lohmann[61] und Ruttner[90] lebende Bakterien zentrifugiert. Die Abtötung und Konservierung ist aber bei diesen so außerordentlich schnell sich vermehrenden Organismen notwendig und bietet nicht nur den großen Vorteil, bei Meeresuntersuchungen das störende Salzwasser entfernen zu können, sondern gibt auch die Möglichkeit, eventuell das Übergewicht der Bakterien dadurch zu erhöhen, daß man das spezifische Gewicht des Mediums durch Zusatz leichterer Flüssigkeit herabsetzt und so die vollständige Sedimentierung erleichtert. In diesem Verfahren dürfte überhaupt noch eine gute Methode gegeben sein, bisherige Mängel der Planktonzentrifugierung zu ermitteln und zu beseitigen, und so eine wirkliche Erschöpfung des Planktongehaltes des Meeres durch unsere Fangmethoden zu erreichen. Denn der Vergleich der Fangerträge, welche die Planktonorganismen mit ihren kleinen Fangapparaten gewinnen,

nötigt fortgesetzt zu äußerster Vorsicht in der Bewertung unserer eigenen Methoden, die notwendigerweise gröber und weniger schonend arbeiten als jene.

Immerhin sind wir jetzt in der Lage, uns ein in den wesentlichen Zügen weit richtigeres Bild von der Menge und Zusammensetzung des im Wasser wirklich vorhandenen Planktons zu machen als mittelst der Netzfänge, und wahrscheinlich bedarf es nur einer weiteren Vervollkommnung der jetzt vorliegenden Methoden, um endlich wirklich zum Ziele zu gelangen. So war es denn natürlich, daß jetzt Versuche gemacht wurden, die biologische Struktur dieses Gesamtplanktons genauer zu untersuchen.

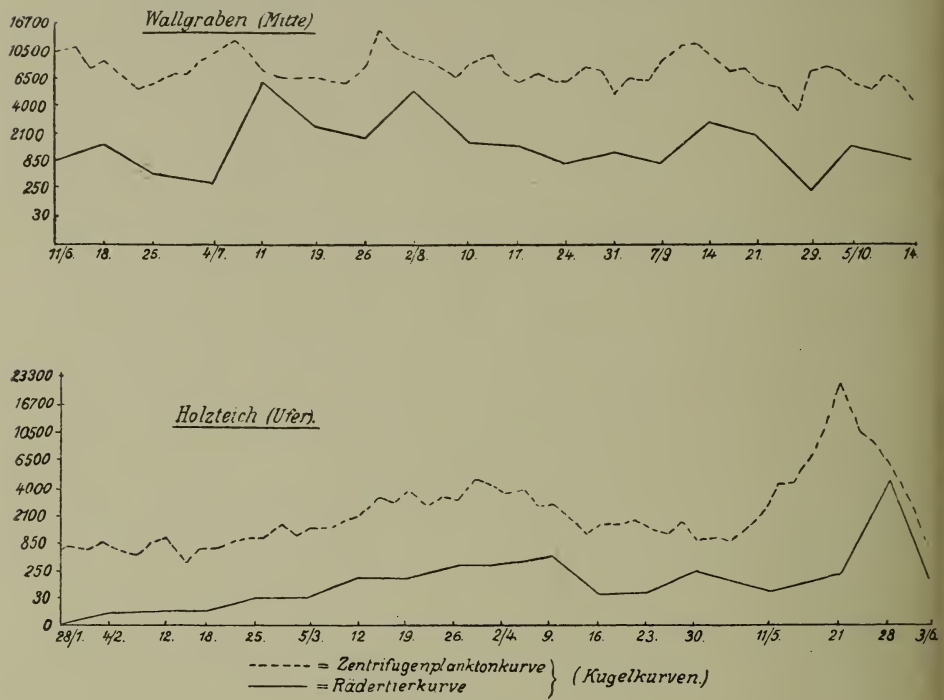
So stellte Lohmann[61] das Verhältnis fest, in dem bei Laboe zu den verschiedenen Monaten des Jahres die Masse der lebendigen[1]) Pflanzensubstanz zu der Gesamtmasse des Planktons stand und wies nach, daß die erstere vom XI.—III. unter 50% der Gesamtmasse herabsinkt (bis 18% im Februar!), während sie vom IV.—X. stets mehr ausmacht und bis auf 75% ansteigt. Es stellte sich ferner heraus, daß trotz der Annahme eines möglichst niedrigen Nahrungsbedarfs der Tiere die Menge der Pflanzen im Januar und Februar denselben nicht zu decken vermag und, da die Tiere trotzdem gut gedeihen, außer ihnen noch andere Nahrungsquellen denselben zur Verfügung stehen müssen. Als solche sieht er den Detritus an, der im Wasser der Flachsee in großer Menge vorhanden ist und von dem Joh. Petersen[80] 1911 nachgewiesen hat, welche große Bedeutung ihm für die Ernährung der Tierwelt flacher Gewässer zukommt. Im Durchschnitt des ganzen Jahres übertrafen bei Laboe die Produzenten die Konsumenten um 8—12%.

Pütter[82, 83] ging dann weiter und suchte, indem er Brandt's[10] Arbeiten über die chemische Zusammensetzung der Diatomeen, Peridineen und Copepoden benutzte, den Nährwert des Planktons genauer zu ermitteln. Zugleich bestimmte er den Nährbedarf einer Reihe von Planktonfressern aus ihrem Sauerstoffbedarf und kam dabei zu dem Ergebnis, daß eine Ernährung jeder dieser Arten durch die Planktonten völlig ausgeschlossen sei, weil deren Menge eine viel zu geringe sei. Nun sind im Wasser außer den in Organismen festgelegten organischen Verbindungen aber noch stets gelöste organische Kohlenstoffverbindungen und auch organische Stickstoffverbindungen vorhanden, wie schon Natterer nachgewiesen hatte. Die Menge dieser Stoffe ist aber, wie Pütter zeigte, erheblich größer als die in

[1]) Skelette, Gallert usw. ebenso wie bei den Tieren nicht mitberechnet.

den Organismen enthaltenen Verbindungen (organ. gebund. C. in 1000 Litern: 12250 mg gelöst, 47,4 mg in Organismen; organ. gebund. N. in 1000 Litern: 126 mg gelöst, 5,5 mg in Organismen; C. also 260 mal, N. 23 mal reicher in gelöstem als in organismischem Zustande), und Pütter glaubt nun in diesen überall im Wasser verbreiteten, gelösten organischen Verbindungen die hauptsächlichste Nahrungsquelle der Meerestiere nachweisen zu können. Dem Detritus spricht er eine größere Bedeutung ab, was weder für das Plankton bei Syrakus, noch vor allem für dasjenige der westlichen Ostsee richtig sein wird. Selbst für die Hochsee läßt sich die Bedeutung des Detritus, unter dem hier selbstverständlich nur der nicht vom Plankton selbst stammende verstanden ist, keineswegs einfach leugnen, da sowohl von der Küste wie aus der Atmosphäre eine Zufuhr möglich ist. Diese gelösten organischen Verbindungen sollen nun Stoffwechselprodukte der Planktonpflanzen sein und von denselben fortwährend neu gebildet werden, da sie nicht imstande sind, diese Exkrete wie die Landpflanzen im Körper zurückzuhalten. Es behalten also nach Pütter die Planktonpflanzen durchaus ihre Bedeutung als Nahrungsquelle des Lebens im Meere bei, aber nicht ihre Körper, sondern ihre Exkretstoffe geben die eigentliche Nahrung für die Konsumenten ab. Aus dieser Hypothese folgt nun für Pütter, daß wir nicht die Massen (Trockensubstanz, Lebendgewicht oder Volumen der lebenden Substanz) der Konsumenten und Produzenten zu vergleichen haben, wenn wir untersuchen wollen, wie Produktion und Bedarf sich zueinander stellen, sondern daß es allein auf die Entwicklung der Oberflächen der Organismen ankommt. Denn davon hängt die Intensität des ganzen Stoffwechsels, bei den Konsumenten insbesondere also auch der Sauerstoffverbrauch, bei den Produzenten die Abgabe der Exkretstoffe ab. Führt man in dieser Weise den Vergleich für die verschiedenen Monate bei Laboe durch, so erhält man nun in der Tat einen stetigen Überschuß der Produzenten, indem ihre Fläche im Minimum (Februar) um $^1/_5$, im Maximum (Juni) um das 22fache die der Konsumenten übertrifft. Es läßt sich also Pütter's Hypothese dahin zusammenfassen, daß „die Algen Stoffe produzieren, und zwar proportional der Größe ihrer Oberfläche, diese an das Meerwasser abgeben, und daß dann die Tiere diese gelösten Stoffe ausnutzen, wobei der Bedarf wiederum proportional der Konsumentenfläche ist“ (Ernährung der Wassertiere, 1909, p. 127). Er nimmt ferner an, „daß der bei weitem größte Teil der Tiere nicht die scheinbar so fette Weide benutzt, die die Leiber der Tiere und

Pflanzen bieten, sondern großenteils, größtenteils, bei vielen Tieren werden wir sagen dürfen ausschließlich, seine Nahrung in gelösten organischen Verbindungen findet“ (eod. loc. p. 1—2). Pütter hat zahlreiche Untersuchungen ausgeführt, um die Ernährung von Wassertieren der verschiedensten Klassen durch gelöste Nährstoffe zu beweisen. Bis jetzt stehen aber den Befunden, daß Fische,



Figur 13.

Vergleich der Kurven, welche die Volkszahl eines Planktontieres und der gleichzeitig im Wasser nachgewiesenen Nahrung desselben beschreiben. Die Rotatorienkurve gilt für 10 Liter filtriertes Wasser, die Kurve für die Nahrung (Zentrifugenplankton) für 15 ccm zentrifugiertes Wasser. Die Kurven sind „Kugelkurven“. Die Teiche liegen in der Nähe von Leipzig. (Nach H. Dieffenbach, Internat. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., III. ser., Heft 2, Taf. VIII, Fig. 3 u. 4, 1912.)

Krebse, Coelenteraten ohne geformte Nahrung sich nicht nur lange am Leben erhalten ohne ihrem Energieverbrauch entsprechende Verluste zu zeigen, oder selbst wachsen und sich vermehren, ebenso viele Untersuchungen gegenüber, die für dieselben Organismengruppen die Notwendigkeit geformter Nahrung und die zerstörende Wirkung ihrer Entziehung nachweisen. Ganz ausgeschlossen aber ist es, die ausschlaggebende Bedeutung der geformten Nahrung nicht nur für die Gestaltung der Planktontiere,

sondern auch für deren Verbreitung ignorieren zu wollen. Die schnelle Abnahme der Tiere mit der Tiefe unterhalb der eigentlichen Vegetationszone beweist dies am besten. Aber es läßt sich auch im einzelnen der Nachweis führen, daß das Auftreten der Tiere direkt dem der Pflanzen parallel geht, von denen sie sich nähren. Ich will hier nur ein Beispiel anführen, das einer trefflichen Arbeit Dieffenbach's[26] über die Rotatorien einiger Gewässer bei Leipzig entnommen ist. Fig. 13 zeigt die Kurven des Zentrifugenplanktons, das fast ausschließlich aus Phytoflagellaten bestand, und die gleichzeitige Bewegung der Volkszahl der pelagischen Rädertiere, die sich, wie durch besondere Untersuchungen festgestellt wurde, von demselben nähren. Besonders beachtenswert erscheint noch, wie immer zuerst die Pflanzen kulminieren und erst dann die Fresser folgen.

Pütters Arbeiten sind reich an interessanten und neuen Gesichtspunkten, die zahlreiche weitere Untersuchungen anregen, und wir können ihm dankbar sein, daß er vom physiologischen Standpunkte aus die biologische Struktur des Planktons durchdacht und analysiert hat. Dadurch sind die Probleme, welche die Beziehung von Konsumenten und Produzenten im Plankton noch für uns birgt, in ihrem ganzen Umfange hervorgetreten und es ist eine Hypothese geliefert, deren Grundlagen nun nach allen Seiten hin sorgfältig geprüft werden müssen. Daß sie so nicht haltbar ist, tritt schon jetzt hervor; es läßt sich aber noch nicht voraussehen, in welcher Weise die definitive Lösung sich gestalten wird.

Die Aufgaben, die das Bevölkerungsproblem stellt, und die Wege, auf denen dieselben zu lösen sind, haben die Forschungen der letzten 25 Jahre also klar herausgearbeitet, aber von der Lösung selbst sind wir noch weit entfernt, und vielfach sind kaum die fundamentalen Faktoren genauer erforscht. Das liegt zum großen Teil an der Neuheit der Untersuchungen, zum Teil aber auch an der eigenartigen Komplikation, die die Bevölkerungsverhältnisse des Planktons dadurch bekommen, daß die Wohngebiete zum weitaus größten Teil nicht ihren geographischen Ort bewahren, sondern fortgesetzt wandern. Wir haben hier also den sehr interessanten Fall, daß nicht einzelne Arten wie beim Benthos beider Biosphären und beim Necton der Hydrosphäre periodisch oder aperiodisch ihren Wohnsitz verlegen, sondern die ganzen Wohngebiete selbst mit ihrer gesamten Lebensgemeinschaft ändern ihre geographische Lage. Das erfolgt im Süßwasser bei allen Flüssen,

deren Gesamtplankton unweigerlich dem Meere zugeführt wird und dabei viele Breiten- und Längengrade zurücklegen kann; im Meere erfolgen die Wanderungen der Wohngebiete langsamer, aber ihre Ausdehnung ist eine ungleich gewaltigere, und der Umfang der wandernden Wassermassen ein ganz ungeheurer. Eine völlig ruhende Wohnstätte findet das Plankton wohl nur in kleinen Süßwasserbecken; aber relative Konstanz besitzt es in allen Teichen, Seen und Altwässern des Landes, in der Tiefsee des Meeres und in den von den Strömen umschlossenen Halostasen der Ozeanbecken. Während die Stromgebiete des Landes ausnahmslos aus Endströmen gebildet sind, die fast alle ihr Plankton der Vernichtung im Meere entgegenführen, sind im Meere die Mehrzahl aller Stromgebiete in sich zurückkehrende Zirkelströme. Das Plankton in ihnen gebraucht viele Monate und oft Jahre, um den Kreislauf einmal zu vollenden und passiert dabei Tropengebiete und kühle Gebiete und kann während seiner Reise an bestimmten Orten mit anderen Stromgebieten entstammendem Wasser zusammentreffen, so daß eine Mischung zweier Lebensgemeinschaften und eine teilweise Vernichtung der Planktonten erfolgt. Aber gerade der größte Zirkelstrom unserer Erde, die Westwindtrift des antarktischen Meeres, deren Kreislauf auf etwa 3 Jahre geschätzt werden muß, verläuft unter fast völlig gleichen klimatischen Verhältnissen. Daneben treten Endströme auf, die aus ihrem Ursprungsgebiet sich loslösen, wie der kalte Labradorstrom und der warme Golfstrom im Nordatlantischen Gebiet, und ihre Planktonwelt wie die Flüsse dem allmählichen Untergange weihen, indem sie sie unter immer ungünstigere Verhältnisse führen und schließlich sich selbst in fremde Stromgebiete auflösen. Solche Endströme sind in Nebenmeeren und in der Flachsee vielfach als ausgehende und eingehende Ströme ausgebildet. Lokale Küstenströme machen in diesen Gebieten die Verlagerungen des Planktons oft zu einem äußerst komplizierten. Gegenstand der Forschung ist nun unstreitig eigentlich die Untersuchung der wandernden Planktongemeinschaft, deren Artbestand, Bevölkerungsdichte und Struktur während ihrer Wanderung zu studieren wäre. Fast immer sind wir aber nur in der Lage, das Plankton eines bestimmten geographischen Ortes zu untersuchen und die verschiedene Zusammensetzung desselben während verschiedener Zeiten zu studieren. Wir haben dann im strömenden Wasser des Meeres und des Landes natürlich bei jeder Beobachtung ein anderes Plankton als Untersuchungsobjekt und in Küstengebieten können wir es sogar mit

verschiedenen von Tag zu Tag wechselnden Planktontieen [1]) zu tun haben. Es ist daher eine stete Beobachtung der hydrographischen Verhältnisse notwendig und die größte Vorsicht geboten, wenn es sich darum handelt, die zeitliche Entwicklung des Planktons nicht ruhender Wassergebiete festzustellen. Sehr wünschenswert wäre es deshalb, wenn auf Expeditionen, die in erster Linie der Forschung während der Fahrt und nicht der Sammlung von Material zu dienen hätten, dieses Verhalten der Planktontieen im Meere besonders studiert würde, indem im Zentrum eines der großen Zirkelströme längere Zeit gekreuzt, an bestimmten Punkten des umkreisenden Stromsystems Querschnitte durch den Strom gelegt würden und man schließlich einem Endstrom möglichst weit der Länge nach folgte. Der eingehenden Untersuchung des Gestaltungsproblemes durch das Studium der verschiedenen Planktonformen, die in den wertvollen Monographien der großen Expeditionen enthalten sind, muß auch eine ebenso gründliche Erforschung des Bevölkerungsproblems parallel gehen, die sich aber nicht, wie das bis jetzt meist der Fall ist, nur an die einzelne Art oder Organismengruppe anlehnen darf, sondern vor allem auch in zusammenfassender Weise die Lebensgemeinschaft des Planktons in ihren verschiedenen Typen selbständig behandeln muß.

Schluß.

Überblicken wir nun zum Schluß das Ergebnis des Referates, so sehen wir, wie sich immer mehr zwei Forderungen geltend machen, die uns eine gedeihliche und fruchtbringende Weiterentwicklung der Planktonforschung verbürgen.

Das ist erstens, daß als eigentlicher Gegenstand der Forschung nicht das konservierte, tote, sondern das lebende Plankton in seiner natürlichen Umgebung betrachtet werden muß. Wie der lebendige Planktonorganismus sich seiner Umgebung gegenüber durchsetzt, und aus dem Zusammenwirken der vielen lebendigen, schwebenden Werkstätten des Planktons diese Welt des Gesamtplanktons entsteht, die die gesamte Hydrosphäre mit ihrer rastlosen, stillen Arbeit erfüllt, ist das Problem, das die moderne Planktonforschung zu lösen erstrebt. Sie will den Nachweis erbringen, daß sowohl Gestaltung, Bau und Entwicklung des einzelnen Planktonten, wie die Verbreitung, Menge und wechselnde Zusammensetzung des Gesamtplanktons Lebensnotwendigkeiten sind, von denen der Bestand dieser größten Lebensgemeinschaft unserer Erde abhängig ist.

[1]) „Planktontie“ als zusammenfassender kurzer Ausdruck für die gesamte Plankton-Bevölkerung (Pflanzen, Tiere, Bakterien) eines Gebietes.

Zweitens aber müssen immer mehr an die Stelle bloßer Schätzungen und geistreicher Erklärungen exakte Forschungsmethoden treten, wie sie uns jetzt in den chemischen und physikalischen Methoden der Pflanzen- und Tierphysiologie und den statistischen Methoden der Variation und Population, im Experiment und in der Kultur zur Verfügung stehen. Ein bloße Schätzung der Häufigkeit oder der Variabilität oder der Leistung einer Gestaltung muß in der Planktonforschung ebenso eingeschätzt werden, wie es der Fall sein würde, wenn ein Hydrograph den Salzgehalt und die Temperatur eines Meeresgebietes nur nach Gefühl und Geschmack schätzen und daraufhin ein Bild von den Strömungsverhältnissen desselben entwerfen wollte. Zu wie irrigen Vorstellungen die primitiven, subjektiven Methoden in der Planktonforschung führen, und wie hemmend ihre anscheinend eindeutigen Resultate wirken können, haben die Untersuchungen über den Planktongehalt der warmen Meere und über die Gesetzmäßigkeit der horizontalen Verteilung des Auftriebs über alles Erwarten so deutlich gezeigt, daß ein Zweifel über die Berechtigung dieser Forderung gar nicht möglich ist. Will die Planktonforschung den Charakter einer modernen Wissenschaft bewahren, so muß sie auf diesem Wege weitergehen.

Übersicht der zitierten Literatur.

1. Allen, E. J. u. Nelson, E. W., On the Artificial Culture of Marine Plankton Organisms. Journal Marin. Biolog. Associat. Plymouth, vol. 8, 1910.
2. Apstein, C., Biologische Studie über Ceratium tripos var. subsalsa Ostf. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. XII. Kiel 1911.
3. — Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig 1896.
4. — Hat ein Organismus in der Tiefe gelebt, in der er gefischt ist? Internat. Revue Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. III, Heft 1/2, 1910.
5. — Cladocera in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1908, Partie I, 1910.
6. — Tunicata in: eod. loco, Partie II, 1911.
7. — Chaetognathen in: eod. loco, 1911.
8. Benecke, W. u. Keutner, J., Über stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee. Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 21, 1903.
9. Biedermann, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung in: Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgegeben von H. Winterstein. Bd. II, Stoffwechsel. Jena 1911.
10. Brandt, K., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. III, 1898.
11. — Über den Stoffwechsel im Meere, eod. loco, Bd. IV, 1899.
12. — Über den Stoffwechsel im Meere, 2. Abhandlung, Bd. VI, 1902.

13. Brandt, K., Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren, in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. I, A. Kiel u. Leipzig 1892.

14. — Die wichtigsten Ergebnisse der im Kieler Meereslaboratorium ausgeführten quantitativen Untersuchungen über die anorganischen Stickstoffverbindungen des Meerwassers. Mitteilung in: Conseil permanent international p. l'explorat. d. l. mer, Rapports et Procès Verbaux des Réunions, vol. 13, 1911 (pag. 78/79).

15. — Über die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vacuolenflüssigkeit bei Meerestieren. Biol. Centralbl., Bd. 15, 1895.

16. — Über die Produktion und die Produktionsbedingungen im Meere. Conseil permanent international p. l'explorat. d. l. mer, Rapports et Procès Verbaux d. Réun., vol. 3, 1905.

17. — Biolog. u. Faunist. Untersuchungen an Radiolarien u. anderen pelagischen Tieren. I. Untersuchungen üb. d. hydrostat. Apparat v. Thalassicoll. u. koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. (Systemat. Abt.) Bd. 9, 1895.

18. — Tintinnodeen in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1908, Part. I, 1910.

19. Chun, C., Die Ctenophoren d. Golfes von Neapel, Fauna u. Flora d. G. Neapel, Monographie I. Leipzig 1880.

20. — Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen u. ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Bibliotheca zoologica, Heft 1, 1887.

21. — Atlantis, Biologische Studien über pelagische Organismen, eod. loco, Heft 19, 1896.

22. — Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise. I. u. II. Abteilg., Sitzungsber. K. Pr. Akad. Wissenschaft. Berlin, 1888 u. 1889.

23. — Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton. Stuttgart 1897.

24. — Aus den Tiefen des Weltmeers. Jena 1900; 2. Auflage 1902.

25. Demoll, R. u. Strohl, J., Temperatur, Entwickelung u. Lebensdauer. Biolog. Centralblatt, Bd. 29, 1909.

26. Dieffenbach, H. u. R. Sachse, Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue Hydrob. Hydrog. Biol. Suppl. III. ser. 1912.

27. Dreyer, Fr., Über die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden. Jenaische Zeitschr. f. Medic. u. Nat., Bd. 26, 1892.

28. Ehrenberg, Chr., Bericht über die Verhandlungen der Kgl. Preußisch. Akademie d. Wissenschaft. zu Berlin, 1. Jahrg., 1836, p. 84 u. 85.

29. — Über das Verhalten des kleinsten Lebens in dem Weltmeere wie in dem Eise der Polarländer. Berichte der Akademie i. Berlin, 1844.

30. Farran, G., Copepoda in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr. Résumé observat. Plankton 1902—1908, Part. I 1910 u. Part. II 1911.

31. Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien, 1903.

32. Fischer, B., Bacterien des Meeres in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. IV, M. g. Kiel u. Leipzig 1894.

33. Gran, H., Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten aus behandelt. Report Norwegian Fishery- and Marine Investigations, vol. II, Nr. 5. Bergen 1902.
34. — Om Plankton algernes livsbetingelser. In Naturen. Februarheft 1908.
35. — Preservation of Samples and Quantitative Determinat. of the Plankton. Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Publicat. Circonstance, Nr. 62. Copenhague 1912.
36. Haeckel, E., Plankton-Studien. Jena 1890.
37. Häcker, V., Tiefsee-Radiolarien in: Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. XIV, 1908.
38. Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. V. Bericht, Kommiss. wissensch. Untersuch. deutsch. Meere. Kiel 1887.
39. — Das Plankton der östlichen Ostsee. Jahresbericht d. Kommiss. usw. 1887/91. Heft 2. Kiel 1890.
40. — u. Apstein, C., Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei-Vereins. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. II, Heft 2, 1897.
41. — Einige Ergebnisse der Plankton-Expediton der Humboldt-Stiftung. Sitzungsberichte d. königl. preuß. Akademie d. Wissenschaft. Berlin, physical.-mathem. Classe, 17. III. 1890.
42. — Einige Ergebnisse der Expedition in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. I, A. Kiel u. Leipzig 1892.
43. — Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. V, O. Kiel u. Leipzig 1911.
44. Hertwig, R., Über die Bedeutung der Stationen für Süßwasserbiologie. Internat. Revue Hydrob. Hydrogr., Bd. I, Nr. 1/2, 1908.
45. Hjort, Joh., Die Tiefsee-Expedition des „Michael Sars" nach dem Nord-Atlantik im Januar 1910. Internat. Rev. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. IV, Heft 1/2 u. 3, 1911.
46. Hooker, On the Diatomaceous Vegetation of the Antarctic Ocean, British Association, 30. VI. 1847, Bericht in: Gardener's Chronicle 1847.
47. Humboldt, Alex. v., Kosmos. 1845—1858.
48. Johnstone, J., Conditions of Life in the Sea, Cambridge Biological Series, Cambridge 1908.
49. — Life in the Sea, Cambridge Manuals of Science and Literature, Cambridge 1911.
50. Jørgensen, E., Peridiniales, Ceratium in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1903, Part. II, 1911.
51. Karsten, G., Die Formveränderungen von Sceletonema costatum (Grev.) Grun. und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wissenschaftl. Meeresunters. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. III, 1898.
52. — Das Phytoplankton der Valdivia-Expedition in: Wissensch. Ergebnisse d. deutsch. Tiefsee-Expedition, Bd. II, 2. Teil, 1907.
53. Kerb, H., Über den Nährwert der im Wasser gelösten Stoffe. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Bd. III, Nr. 5/6, 1911.
54. Kofoid, Ch., On some important sources of error in the plancton method.; Science, N. S. vol. 6, p. 829—831.

55. Kofoid, Ch., The Plankton of the Illinois-River 1894—1899. part I, Quantitative investigations and general results. Bullet. Illinois State Laborat. Natural Histor., vol. VI, 1903. — part II, Constituent organisms and their seasonal distribution, eod. loco, vol. VIII, 1908.

56. — Mutations in Ceratium. Bullet. Mus. Comparat. Zoology, Harvard College, Bd. 52, 1909.

57. Kükenthal, W., Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes. Veröffentl. Instit. Meereskunde u. geogr. Instit. Univ. Berlin, Heft 11, 1906.

58. Lipschütz, Al., Zur Frage der Ernährung der Fische. Zeitschr. allgem. Physiologie, Bd. 12, Heft 1/2, 1910.

59. Lohmann, H., Über das Fischen mit Netzen aus Müllergaze Nr. 20 zu dem Zwecke quantitativer Untersuchungen des Auftriebs. Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. V, Heft 2, 1901.

60. — Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton und über die Brauchbarkeit der verschiedenen Fangmethoden. eod. loc. Bd. VII, 1903.

61. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. eod. loco, Bd. X, 1908.

62. — Die Appendicularien der Plankton-Expedition in: Ergebnisse der Plankton-Expedit., Bd II E. c. Kiel u. Leipzig 1896.

63. — Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und seine Entstehung. Schrift. Naturwissensch. Verein Schleswig-Holstein, Bd. XI, Heft 2. Kiel 1899.

64. — Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee im Atlantischen Ozean während der Ausreise der „Deutschland". Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jahrg. 1912.

65. — Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee. Veröffentl. Instit. Meereskunde. Neue Folge. Geograph.-naturw. Reihe, Heft 1. Berlin 1912.

66. — Über das Nannoplankton und die Centrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph., Bd. IV, 1911.

67. — Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. Verhandlung. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 19. Jahresvers. Leipzig 1909.

68. Meisenheimer, Joh., Pteropoden in: Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. 9, 1905.

68a. — Pteropoden in: Deutsche Südpolar-Expedition, Bd. IX, Zoologie, Bd. 1, 1908.

69. Müller, Joh., Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandlg. Berliner Akad. d. Wissensch. 1845—1855.

70. — Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. eod. loco 1858.

71. Murray, John, Narrative of the Cruise of H.M.S. „Challenger" with a General Account of the Scientific Results of the Expedition (1873—1876), vol. I, II, 1885.

72. Nathansohn, A., Tier- und Pflanzenleben d. Meeres, in: Wissenschaft u. Bildung. Leipzig 1910.
73. — Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Bd. I, 1908.
74. — Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. Abhandlg. math.-phys. Klasse sächs. Gesellsch. Wissenschaft. Leipzig, Nr. 5, 1906.
75. Örstedt, A. S., Jagttagelser over en hidtil ukjendt almindelig Udbredning af microscopiske Planter i Verdenshavet. Videnskab. Meddelelser fra naturhist. Förening Kjöbenhavn, 1849.
76. Ortmann, A., Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896.
77. Ostenfeld, C. H., Halosphaera and Flagellata, in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer. Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1908, Part. I, 1910.
78. Ostwald, Wolfg., Zur Theorie des Planktons. Biolog. Centralblatt, Bd. 22, 1902.
79. — Theoretische Planktonstudien. Zoolog. Jahrbücher, Abt. Systemat. usw., Bd. 18, 1903.
80. Petersen, C. G. Joh., and P. Boysen-Jensen, Valuation of the Sea. I. Animal Life of the Sea-Bottom, its food and quantity. Report Danish Biological Station, vol. XX. Copenhagen 1911.
81. Pettersson, O., Über die Wahrscheinlichkeit von periodischen und unperiodischen Schwankungen in dem Atlantischen Strome und ihren Beziehungen zu meteorologischen und biologischen Phaenomenen. Conseil permanent international p. l'explorat., d. l. mer, Rapports et Procès-Verbaux, vol. III. Copenhague 1905.
82. Pütter, Aug., Die Ernährung der Wassertiere. Zeitschrift f. allgemeine Physiolog., Bd. 7, 1907.
83. — Die Ernährung der Wassertiere u. d. Stoffhaushalt d. Gewässer. Jena 1909.
84. — Der Stoffwechsel der Aktinien. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 12, 1911.
85. — Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
86. Regnard, P., La vie dans les eaux. Paris 1891.
87. Reinke, J., Die zur Ernährung der Meeres-Organismen disponiblen Quellen an Stickstoff. Bericht. Deutsch. Botan. Gesellsch., Jahrg. 1903, Bd. 21, Heft 7.
88. Rhumbler, Ludw., Die Foraminiferen der Plankton-Expedition in: Ergebnisse d. Plankton-Expedit., Bd. III L. c. 1. Teil. Die allgemeinen Organisationsverhältnisse. Kiel u. Leipzig 1911.
89. Richter, Osw., Zur Physiologie der Diatomeen. Die Biologie der Nitschia putrida Ben. Denkschrift. kaiserl. Akad. Wissensch. Wien, math.-naturw. Klasse, 1909.
90. Ruttner, Fr., Über die Anwendung von Filtration und Zentrifugierung bei den planktologischen Arbeiten an den Lunzer Seen. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Bd. II, Heft 1/2, 1909.
91. Schütt, Fr., Das Pflanzenleben der Hochsee, in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. I, A. Kiel u. Leipzig 1892.
92. Scoresby, Über die Farbe des Grönländischen Meeres. Neues Journal f. Chemie u. Physik v. Schweigger u. Meinecke, 1820. (Ausgezogen aus: Edinburgh philosophical Journal, 1820.)

93. Simroth, H., Die Gastropoden der Plankton-Expedition, in: Ergebnisse d. Plankton-Expedition, Bd. II, F. d. Kiel u. Leipzig 1895.
94. Steuer, Ad., Planktonkunde. Leipzig u. Berlin 1910.
95. Studer, Th., Die pelagische Fauna. Verhandlg. d. 2. deutsch. Geographentages Halle 1882 (auch in: Forschungsreise der „Gazelle", 1889, Bd. 3).
96. Volk, R., Hamburg. Elbuntersuchungen. Mitteilg. Naturhist. Museum Hamburg, Bd. 18, 1901.
97. Wallich, G. C., Royal Microscopical Society 1865.
98. Weber van Bosse, The Cruise and Deep-Sea Explorat. Siboga, Nature, vol. 62, p. 327, u. Petermanns Mitteilungen, p. 188, 1900.
99. Wesenberg-Lund, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zu künftigen limnologischen Forschungen. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Biolog. Supplement, ser. 1, 1910.
100. — Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biolog. Centralblatt, Bd. 20, 1900.
101. Whipple, G., Some observations to the growth of Diatoms. Journal of the New England Water Works Association, vol. 11, Nr. 1, 1896.
102. Woltereck, R., Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verhandlg. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft, 19. Jahresvers., 1909.
103. Woodruff, L., Two thousand generations of Paramaecium. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 21, 1911.

Vorträge.

Herr Dr. Ernst Teichmann (Frankfurt a. M.):

Zur Biologie der Trypanosomen.

I. Die Spezifität der Trypanosomen. Es ist bekannt, daß sich eine Anzahl von mit verschiedenen Namen belegten Trypanosomen morphologisch kaum mit Sicherheit unterscheiden lassen: Tr. Brucei (Nagana), Tr. equiperdum (Dourine), Tr. equinum (Mal de Caderas), Tr. Evansi (Surra), Tr. Togolense (Nagana?), Tr. vivax (= Tr. Cazalboui), Tr. caprae (Nagana?), Tr. Gambiense (Schlafkrankheit) und Tr. Rhodesiense (= Tr. Gambiense?) u. a. gehören hierher. Es ist deshalb von R. Koch und anderen die Vermutung ausgesprochen worden, daß es sich bei den säugetierpathogenen Trypanosomenformen überhaupt nicht um fest fixierte, sondern um „werdende" Arten handle. Ohne auf die Frage einzugehen, ob Anzeichen dafür vorhanden seien, daß sich die Trypanosomen in einem Prozeß befinden, der zur Ausbildung distinkter Arten führen müsse, möchte ich über die Ergebnisse von Versuchen berichten,

die zur Prüfung der Spezifität einiger Trypanosomen-„Arten" angestellt wurden. Diese Experimente sind von Herrn Dr. H. Braun, dem Vorsteher der bakteriologischen Abteilung des Städtischen Hygienischen Institutes, und mir gemeinschaftlich ausgeführt worden.

Die Absicht, von der ich im Anschluß an die hier vor einem Jahre gemachten Mitteilungen über das Gift der Sarkosporidien sprach[1]), die dabei verwandte Methode zur Darstellung des Sarkosporidiotoxins auch bei anderen Protozoen, insbesondere bei Trypanosomen zu versuchen, haben wir inzwischen verwirklicht. Ich möchte mich wegen der Kürze der zur Verfügung stehenden Zeit nicht auf Einzelheiten einlassen und nur sagen, daß wir die Trypanosomen von allen Bestandteilen des Blutes der Tiere, in denen sie leben, befreien können, sie dann in einer bestimmten Art trocknen und zu einem Pulver zerreiben, das lediglich aus Trypanosomensubstanz besteht. Durch Injektion dieser Trypanosomen-Trockensubstanz, unseres Vakzins, die keinerlei toxische Eigenschaften besitzt, können wir Mäuse, Ratten, Meerschweinchen und Kaninchen gegen die nachfolgende Infektion mit der entsprechenden Trypanosomenart sicher schützen. Dieser Schutz beruht darauf, daß der mit der Substanz vorbehandelte Organismus Antistoffe produziert, die in seinem Blute kreisen, und sich mit deren Hilfe der eingedrungenen Parasiten erwehrt. Die Wirkung dieses Mittels ist also eine indirekte; es wirkt nicht heilend, sondern prophylaktisch.

Wir hatten im ganzen 8 Trypanosomenstämme zur Verfügung, nämlich 2 Dourine-, 2 Nagana-, 1 Mal de Caderas, 1 Congolense und 2 Gambiense-Stämme. Wenn wir nun Mäuse mit einem Vakzin behandelten, das von einem der beiden Dourine-Stämme gewonnen worden war, so erwiesen sich diese Tiere nicht nur gegen diesen und den zweiten Dourinestamm immun, sondern sie waren auch gegen Nagana und Mal de Caderas geschützt. Umgekehrt zeigten sich Mäuse, die mit einem Nagana-Vakzin vorbehandelt worden waren, sowohl gegen Nagana als auch gegen Dourine, als auch gegen Mal de Caderas geschützt.

Zu ganz analogen Ergebnissen gelangten wir, wenn wir Mäuse passiv immunisierten, indem wir ihnen Immunsera einverleibten. Solche Sera erzeugten wir dadurch, daß wir Kaninchen mit aus Trypanosomen gewonnenem Vakzin behandelten. Mäuse, denen z. B. ein Dourine-Immunserum eingespritzt wurde, waren nicht nur gegen

---

[1]) Über ein Protozoentoxin. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 1911, S. 278ff.

Dourine, sondern auch gegen Mal de Caderas und Nagana geschützt; ebenso waren Mäuse, denen ein Nagana-Immunserum einverleibt wurde, immun sowohl gegen Nagana, als auch gegen Mal de Caderas und Dourine.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß von den 3 genannten Trypanosomenarten die eine wie die andere Stoffe besitzt, die in das Blut des Versuchstieres eingeführt, dieses veranlassen, mit den gleichen Antikörpern zu reagieren. Da nun bekanntlich Immunitätsreaktionen zur Prüfung der Frage der Verwandschaft mit Erfolg angewandt werden können, so muß der Ausfall der angeführten Versuche dahin gedeutet werden, daß die 3 genannten Trypanosomenarten in engen verwandtschaftlichen Verhältnissen zueinander stehen. Ob aber immunisatorisch überhaupt kein Unterschied zwischen den Trypanosomen der Nagana, der Dourine und des Mal de Caderas besteht, ist durch diese Versuche noch nicht entschieden. Es wäre ja möglich, daß sie neben den gemeinsamen Antigenen auch noch solche besitzen, die untereinander verschieden wären. Das könnte nur durch Versuche erwiesen werden, bei denen quantitativ genau gearbeitet würde. Das ist bei solcher Versuchsanordnung aber nicht möglich. Dagegen haben wir andere Versuche angestellt, aus deren Ergebnissen die immunisatorische Identität von Nagana und Dourine folgt.

Wir haben sogenannte Erschöpfungsversuche ausgeführt, die auf folgenden Tatsachen beruhen. Schwemmt man in einem Immunserum die Zellelemente auf, mit denen es erzeugt worden ist, so verbinden sich die Antikörper mit den Zellbestandteilen, durch die sie hervorgerufen worden sind (Antigene) und können mit diesen aus dem Serum entfernt werden. Diesen Vorgang bezeichnet man als Erschöpfung des Serums. Werden dagegen fremdartige Zellelemente in das Serum gebracht, so behält es seine volle Wirksamkeit. Es können aber Zellen neben den verschiedenen noch gemeinsame Antigene enthalten; so wirkt z. B. ein Antityphusserum nicht nur auf Typhusbazillen, sondern auch, in stärkerer Konzentration, auf die verwandten Paratyphusbazillen ein. Ein solches Typhus-Immunserum verliert seine Antikörper im Erschöpfungsversuch nur durch Behandlung mit Typhusbazillen; behandelt man es mit Paratyphusbazillen, so verliert es seine Wirksamkeit nur gegen diese, behält aber seine volle Wirkung auf Typhusbazillen. Daraus geht hervor, daß der Typhusbazillus zwar mit dem Paratyphusbazillus gemeinsame, aber außerdem noch differente Antigene besitzt. Wären die Antigene des Typhus- und des Paratyphusbazillus identisch, so

müßte man ein Typhus-Immunserum auch mit Paratyphusbazillen seiner Antikörper vollständig berauben können.

Wir haben nun folgende Versuchsanordnung getroffen:

Ein Quantum Dourine-Immunserum wurde in zwei gleiche Teile geteilt; dem einen Teil wurden Dourine-Trypanosomen, dem anderen Nagana-Trypanosomen in gleichen Mengen zugesetzt; dann wurden beide Gemische eine Stunde bei 37° gehalten und darauf durch Zentrifugieren von den Trypanosomen befreit. Dieselbe Prozedur wurde noch zweimal wiederholt. Schließlich wurden beide Sera auf 56° erhitzt, um etwa noch lebende Trypanosomen zu töten. Von den so behandelten beiden Sera wurden nun Mäusen gleiche Quanten eingespritzt und diese Mäuse wurden, mit Ausnahme von zwei, die als Kontrolle dafür dienten, daß mit dem Serum selbst keine lebenden Parasiten eingespritzt worden waren, mit Dourine infiziert. Sämtliche Mäuse, mit Ausnahme der beiden Kontrolltiere, erkrankten und gingen an Trypanosomen zugrunde. Beide Sera waren also völlig unwirksam geworden, während die Mäuse, denen gleichzeitig dieselben Mengen nicht erschöpften, aber sonst genau so behandelten Serums injiziert worden waren, geschützt waren. Nicht nur die Dourine-Trypanosomen vermögen also das Dourineserum seiner Antikörper zu berauben, sondern auch die Trypanosomen der Nagana nehmen aus dem Dourineserum die Antikörper vollständig heraus. Hieraus ist zu schließen, daß Trypanosoma Brucei und Trypanosoma equiperdum in bezug auf ihre Antigene identisch sind. Hält man hiermit die vorhin erwähnten Ergebnisse der Immunisierungsversuche zusammen, so kann die Folgerung nur dahin gehen, daß das Trypanosoma der Nagana und das der Dourine in immunisatorischer Hinsicht nicht voneinander zu unterscheiden ist, und ebenso wird es mit dem des Mal de Caderas stehen.

Ohne Zweifel deuten diese Tatsachen darauf hin, daß die genannten Formen der Trypanosomen einander sehr nahe stehen. Nimmt man hinzu, daß sie morphologisch so gut wie ununterscheidbar sind, so verstärkt sich der Eindruck, daß wir es tatsächlich mit ein und derselben Art von Organismen zu tun haben. Dazu kommt nun noch ein Moment, das ebenfalls für diese Auffassung in die Wagschale fällt. Wir haben Kaninchen mit Nagana, Dourine und Mal de Caderas infiziert und haben nicht nur gefunden, daß die Infektion bei sämtlichen Tieren anging, sondern auch, daß das Bild, unter dem die Krankheit verlief, in allen drei Fällen ganz dasselbe war. Es ist uns nicht möglich gewesen, irgendein Merkmal ausfindig zu machen, durch das sich die durch Naganatrypanosomen

hervorgerufene Erkrankung von denen hätte unterscheiden lassen, die durch Trypanosoma equiperdum oder equinum verursacht wurde. Stets zeigten sich Ödeme an den Ohrwurzeln, Schwellungen der Schleimhäute in der Schnauzengegend und an den Genitalien, Vereiterung der Augen, starke Abmagerung und Haarausfall mit Schorfbildung, bis die Tiere dann nach einigen Monaten eingingen. Wir meinen daher, auch dieser Befund müsse im Sinne einer Nichtspezifität der drei Trypanosomenformen gedeutet werden.

Wir haben nun auch Trypanosoma Gambiense, den Erreger der Schlafkrankheit, in den Bereich dieser Untersuchungen einbezogen. Es würde ja von besonderer Bedeutung sein, wenn es gelänge, mit Trypanosomen, die im allgemeinen als für den Menschen nicht pathogen gelten, gegen Trypanosoma Gambiense zu immunisieren. Es finden sich auch Angaben (Uhlenhuth, Lange, Kleine), die auf eine gewisse immunisatorische Verwandtschaft zwischen Trypanosoma Gambiense und anderen Trypanosomen hindeuten. Unsere Versuche fielen aber ganz negativ aus. Wir behandelten Mäuse mit Nagana-Vakzin und infizierten sie mit Trypanosoma Gambiense. Allein es zeigte sich nicht die Spur eines Geschütztseins. Dennoch darf aus diesem Ergebnis nicht der Schluß gezogen werden, daß eine solche Immunisierung überhaupt unmöglich sei.

II. Variabilität der Trypanosomen. Indem ich auf die Gründe, warum das nicht geschehen darf, kurz eingehe, komme ich auf eine zweite für die Biologie der Trypanosomen interessante Tatsache zu sprechen. Es ist bekannt (Laveran und Mesnil, Mesnil und Brimont), daß im Blute erkrankter Tiere Schutzstoffe entstehen, gegen die die im Blute solcher Tiere kreisenden Trypanosomen widerstandsfähig werden. Unsere Versuche bestätigten das. In allen Fällen sind die Trypanosomen infizierter und erkrankter Kaninchen, wie man sagt, serumfest geworden. Solche Trypanosomen verhalten sich antigen, wie Ehrlich an Rezidivstämmen bei Mäusen feststellte, anders wie der ursprüngliche Stamm. Es ist nämlich nicht möglich, mit dem Ausgangsstamm gegen den serumfest gewordenen Stamm zu schützen. Ich gebe ein Beispiel: Von dem Dourinestamm I, der in Mäusen gehalten wird, stelle ich mir ein Vakzin her und behandle damit eine Anzahl von Mäusen. Diese Mäuse erweisen sich, wenn sie mit diesem Stamm infiziert werden, als geschützt. Infiziere ich aber von demselben Dourinestamm aus ein Kaninchen und benutze, nachdem es erkrankt ist, dessen Trypanosomen zur Infektion der vakzinierten Mäuse, so werden sie sämtlich krank. Die beiden Stämme, die noch vor kurzem identisch

waren, verhalten sich jetzt wie zwei ganz verschiedene Arten. Wenn man aber von diesem im Kaninchen serumfest gewordenen Stamm ein Vakzin herstellt und damit Mäuse vorbehandelt, so schützt es zwar gegen den serumfest gewordenen, nicht aber gegen den ursprünglichen Stamm. Dasselbe gilt, wenn es sich statt um aktive, um passive Immunität handelt. Sowohl von dem ursprünglichen als auch von dem serumfest gewordenen Stamm läßt sich Vakzin gewinnen, mit dessen Hilfe nun wiederum Immunserum erzeugt werden kann. Ein Immunserum vom Ausgangsstamm schützt nur gegen Ausgangsstamm, ein Immunserum vom serumfesten Stamm schützt nur gegen den serumfesten Stamm. Es gibt aber nicht nur eine Art von Serumfestigkeit, sondern eine ganze Reihe von solchen. Es ist möglich, Trypanosomen künstlich serumfest zu machen, indem man sie an ein Immunserum gewöhnt. Dabei haben wir feststellen können, daß selbst unter der Einwirkung desselben Immunserums mehrere Modifikationen von serumfesten Trypanosomen entstehen, die sich untereinander in Beziehung auf ihr antigenes Verhalten unterscheiden. Die Trypanosomen besitzen offenbar die Fähigkeit, den Antikörpern desselben Immunserums nach verschiedenen Richtungen hin auszuweichen, und es liegt hier eine Variabilität vor, wie sie in diesem Umfang bisher unter den Organismen wohl kaum beobachtet worden ist.

Kehren wir nun zu der Frage zurück, warum sich aus dem negativen Ausfall des Versuches, mit Nagana-Vakzin gegen Trypanosoma Gambiense zu immunisieren, nicht auf die Unmöglichkeit einer solchen Immunisierung überhaupt schließen läßt. Wie bereits gesagt wurde, werden Trypanosomen bei chronischem Verlauf der Krankheit stets serumfest, da sich in dem erkrankten Organismus von selbst Antikörper bilden. Die beiden Gambiensestämme, die uns zur Verfügung standen, werden in Ratten und Mäusen gehalten. Allein sie führen nicht, wie Dourine, Nagana und Mal de Caderas innerhalb drei bis vier Tagen, sondern erst nach Wochen und Monaten zum Tode der infizierten Tiere. Die Gambiensestämme sind also ohne Zweifel serumfest und es ist deshalb von vornherein aussichtslos, mit einem von einem Ausgangsstamm gewonnenen Vakzin gegen sie immunisieren zu wollen. Unter denselben Gesichtspunkten ist der Ausfall analoger Versuche mit Trypanosoma Congolense zu beurteilen, da auch dieses bei Mäusen und Ratten chronische Erkrankung bewirkt. Die Frage, ob Trypanosoma Gambiense und Congolense als besondere Spezies von Trypanosoma Brucei, equiperdum und equinum zu unterscheiden seien, bleibt also vorläufig

noch offen. Der chronische Verlauf der Erkrankung bei Gambiense und Congolense darf nicht als unterscheidendes Merkmal verwendet werden, da auch bei Nagana Schwankungen in der Virulenz vorkommen. Dagegen dürfen Trypanosoma Brucei, Trypanosoma equiperdum und Trypanosoma equinum als derselben Spezies angehörig betrachtet werden.

III. Nichtvererbbarkeit der Serumfestigkeit. Es erhebt sich nun die Frage, wie es kommt, daß trotz des meist chronischen Verlaufes der Nagana beim Rind, der Dourine und des Mal de Caderas beim Pferd die Stämme, wie sie bei uns in Mäusen gehalten werden, nicht serumfest sind. Es ist zunächst nicht zu bezweifeln, daß die Trypanosomen, die von chronisch erkrankten Rindern oder Pferden auf die Maus oder Ratte überimpft werden, serumfest sind. Allein sie verlieren diese Eigenschaft im Laufe der vielen Passagen, die sie durch die Maus oder Ratte durchmachen. Es ist zwar behauptet worden, daß das nicht der Fall sei und daß hier ein einwandfreies Beispiel für die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft vorliege. Wir haben jedoch an zwei serumfesten Stämmen mit Sicherheit nachweisen können, daß sie im Laufe etwa eines halben Jahres, während welcher Zeit sie ohne Serum von Maus zu Maus verimpft wurden, ihre Serumfestigkeit vollständig einbüßten und wieder zum Ausgangsstamm zurückkehrten.

Die Serumfestigkeit geht verloren, sobald die Trypanosomen dem Einfluß der Antikörper entzogen werden, gegen die sie fest sind. Man kann also die Serumfestigkeit als einen Zwangszustand auffassen, dessen sich das Trypanosoma wieder zu entledigen strebt. Diese eingreifende physiologische Veränderung ist durch keine morphologischen Merkmale gekennzeichnet.

Der Inhalt dieser Mitteilung läßt sich in folgende Sätze zusammenzufassen:

1. Aus der Immunitätsreaktion ergibt sich die Identität von Trypanosoma Brucei, equiperdum und equinum.
2. Die Serumfestigkeit ist als eine physiologische Variabilität aufzufassen.
3. Die Serumfestigkeit ist keine dauernd vererbbare erworbene Eigenschaft.

Herr Prof. H. Simroth (Leipzig):

Über die Entstehung der Tunikaten[1]).

Damit es nicht scheine, als ob die nachstehenden phylogenetischen Erörterungen so gut wie frühere über Schwämme, Echinodermen, Gastropoden, Cephalopoden, Wirbeltiere usw. nur Gelegenheitsarbeiten wären, die auf sprungweise und sporadisch gewonnenen Konzeptionen beruhen, erlaube ich mir einen kurzen Hinweis auf den inneren Zusammenhang der scheinbar heterogenen Themata. Das Programm ist gewissermaßen gegeben in dem 1891 erschienenen Buch: Die Entstehung der Landtiere, dessen wichtigstes Ergebnis vielleicht in der Behauptung gipfelt, daß die sämtlichen Arthropoden einschließlich der Crustaceen sowie die Vertebraten terrestrischen Ursprungs seien, ja daß der Ursprung des Lebens, sowie die wichtigsten Stufen seiner Vervollkommnung nicht nach der alten, noch immer herrschenden Chaostheorie im Meere, sondern auf der Grenze zwischen Wasser und Land, ja auf dem feuchten Lande gesucht werden müsse. Die erwähnten Einzelarbeiten bedeuten denn auch weiter nichts als die etwas eingehendere Beweisführung für die Herkunft einzelner Gruppen, soweit mir neue, von anderer Seite beigebrachte Tatsachen bestimmtere Argumente zu liefern schienen. Eine Skizze des ganzen Ganges, wie sich mir die wichtigsten Etappen darstellen, habe ich vor zwei Jahren in Graz zu geben versucht (1). Die Tunikaten haben dabei bis jetzt nur in dem allgemeinen Sinne gelegentliche Erwähnung gefunden, den ihnen die neuere Zoologie schlechthin zuerkennt, als ein alter Seitenstamm der Wirbeltiere nämlich, wobei die Theorie, welche von Archimeren oder Urformen mit drei Segmenten ausgeht, ganz beiseite gelassen wird. Es war wohl angezeigt, eine genauere Diskussion ihrer Abstammung aufzuschieben, bis die Frage der Vertebraten-Herkunft eine etwas befriedigendere Antwort gefunden hätte. Noch freilich hängt eine bestimmtere Fassung des Problems in der Schwebe. Die Diskussion der englischen Fachgenossen (2) hat mehr die Unsicherheit der bisherigen Theorien gezeigt als ein positives Resultat gefördert; und die Argumente, die ich für die Abstammung von Anneliden oder annelidenähnlichen Vorfahren vorbringen konnte, waren auch nur ganz fragmentarischer Natur, allerdings so, daß sie die Wagschale sowohl für die Anneliden wie für die Vertebraten nach der Seite der Oligochäten

[1]) Die eingeklammerten Ziffern beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Ende.

neigten, d. h. bereits die Wurzeln beider Gruppen nach der Seite des Landes verschoben.

Hier setzt mit Schärfe das Buch von Jaekel ein über die Vertebraten (3), nicht in dem Sinne ihrer phylogenetischen Ableitung von Wirbellosen, wohl aber in dem der biologischen und chorologischen Herleitung vom Lande. Die Tetrapoden des Landes sind die ursprünglichen, die Fische und die Jugendformen der Amphibien, wie die Kiemenmolche, beruhen auf sekundärer Rückwanderung ins Wasser und entsprechender Anpassung, genau in dem Sinne, wie ich's in den Landtieren (12) dargestellt habe. Leider hat er meiner Theorie mit keinem Worte gedacht; vielmehr leitet er seine einschlägigen Studien von 1896 her. Und doch ist seine Beeinflussung durch meine Arbeit ohne weiteres zu erweisen, denn er hat schon vorher gerade den Anfang meines Kapitels über die Wirbeltiere in der naturwissenschaftlichen Wochenschrift kritisiert, indem er meiner Interpretation der Placodermen die mißverständliche Deutung einer älteren grundlegenden Abhandlung unterschob, die ich, wie ich hier nebenbei gestehen will, gar nicht zu Rate gezogen hatte. Es sind nicht Gründe persönlicher Eitelkeit, die mich bewegen, mein Bedauern über Jaekels Unterlassung auszusprechen, denn sein geistiges Eigentum, das sich in der phylogenetischen und systematischen Verwertung des umfangreichen rezenten und paläontologischen Materials kennzeichnet, ist ansehnlich genug, als daß es durch den Hinweis auf die Abstammung der Grundidee von mir wesentlich beeinträchtigt werden könnte. Zudem liegen ja manche Ideen gewissermaßen zeitweilig in der Luft, so daß sie von verschiedenen Geistern aufgefangen und ausgeführt werden können. Aber gerade der Hinweis auf die verschiedenen Gehirne, in denen sie Wurzel fassen, womöglich in chronologischer Ordnung, scheint besonders geeignet, das Zeitgemäße der betreffenden Ideen darzulegen und zu stützen. Und in diesem Sinne hielt ich die wenig erquickliche Auseinandersetzung mit Jaekel, dessen Schriften ich manche neue Anregung verdanke, für angezeigt. Ich freue mich, daß meine Hypothese in einem Spezialwerke weiter verarbeitet und von einem Paläontologen, der den Zusammenhang seiner Wissenschaft mit der allgemeinen Zoologie und Morphologie besonders hoch hält, viel mehr im einzelnen durchgeführt ist, denn sie gewinnt dadurch so viel an Halt, daß die Angliederung der Tunikatenableitung um so berechtigter sein mag.

Da aber zeigt sich sofort, wie ich gleich anfangs betonen will, eine wesentliche Abweichung von Jaekel's Anschauung, und zwar,

wie ich hoffe, in einer Richtung, welche vom Gebiet absolut hypothetischer Rechnung mit rein spekulativen Faktoren in das der vollen Anschaulichkeit und der greifbaren Realitäten hinüberführt. Jaekel nimmt bereits die Tunikaten in den Kreis der Wirbeltiere auf, leitet sie aber von einer unbekannten ersten Stufe ab, wie er ebenso die Fische noch als Seitenzweig einer zweiten unbekannten Stufe betrachtet. Seine Übersicht lautet:

„Vorstufe: *Episomatida.*

Vertebrata.

	Hauptrichtung	Nebenrichtungen	
I. Stufe	*Protetrapoda:*		
	fossil noch unbekannt.	*Tunicata.*	
II. Stufe	*Eotetrapoda:*		
	fossil noch unbekannte	*Malacostomata*	*Pisces*
	Landwirbeltiere.	*Hypostomata*	*Pisces*
		Teleostomata	*Pisces*
III. Stufe	*Tetrapoda:*		
		Hemispondyla	
	Microsauria	*Amphibia*	
	Paratheria	*Reptilia*	
	Mammalia	*Aves.*“	

Wie man sieht, wird für die hypothetische Vorstufe, von der die Tunikaten ausgehen sollen, noch offen gelassen, ob sie auf dem Lande oder im Wasser hauste. Erst Fische werden, wie die Amphibien, vom Lande hergeleitet. Meine Überlegungen führen auch die Tunikaten aufs Land zurück in Anlehnung an rezente Verhältnisse.

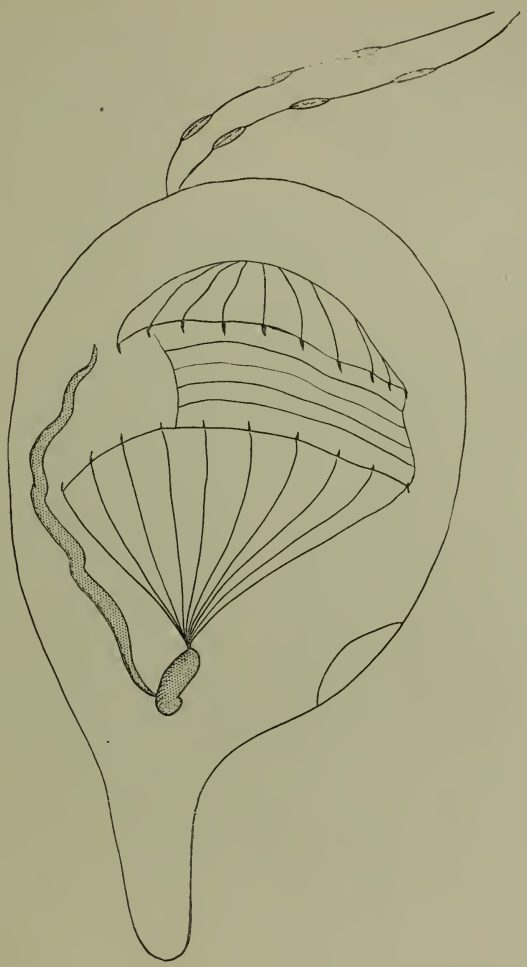
Die Appendicularien sind nach übereinstimmendem Urteile die einfachsten, mag man sie als Larvaceen bezeichnen oder nicht. Der zweite Name schließt wohl, bewußt oder unbewußt, eine nähere Beziehung zur Kaulquappe der Amphibien ein. Ihre Eigenart ist wohl in drei Merkmalen besonders ausgeprägt.

1. Wiewohl sie frei schwimmen, bewohnen sie ein weites Gehäuse, das sie abscheiden, bei Angriffen verlassen und erneuern können.

2. Sie sind so mit dem Gehäuse verbunden, daß ein verwickeltes inneres Fadenwerk von besonderen Öffnungen des Gerüstes aus das einströmende Nannoplankton, welches uns mit allen den übrigen Einrichtungen Lohmann kennen lehrte, in den Mund leitet, mit dem das Tier, wiewohl nicht verwachsen, doch in konstanter Stellung gewissermaßen sessil befestigt ist.

3. Das einzige Bewegliche an den kaulquappenartigen Tieren ist der Schwanz, dessen fortwährende Wellenschläge einen Wasser-

strom erzeugen. Er bringt das Nannoplankton herein und bewirkt außerdem die langsame Fortbewegung des ganzen Gehäuses durch das Meer. Daß dabei eine besondere Ausströmungsöffnung im Gehäuse vorhanden sein muß, ist selbstverständlich. Doch mag auf



Figur 1.
Oikopleura. Frei nach Lohmann.

sie sowie auf die sogenannte Fluchtpforte hier weniger Wert gelegt werden. Höchst auffallend dagegen ist die asymmetrische Haltung des Tieres; denn trotzdem anscheinend im Gehäuse reichlich Raum bleibt, um dem Bewohner die normale gestreckte Haltung der Quappe zu gestatten, biegt sich der Schwanz von seiner Wurzel

an um fast 180° aus der normalen Lage und beschreibt einen spitzen Winkel mit dem Körper.

Wir sind gewohnt, stärkere Asymmetrien mit Seßhaftigkeit in Verbindung zu bringen. Die Sessilität innerhalb des Gehäuses kann nicht in Frage kommen, wie wir eben sahen, sie würde zum mindesten nur gezwungen herangezogen werden können. Es erhebt sich vielmehr die Frage: Gibt es ein Wirbeltier, das in einer Cyste sitzt, so daß der Schwanz gegen den Körper zurückgeschlagen ist? Ich darf gleich hinzufügen: so daß die Cyste ein Rohr in den Mund des Tieres entsendet?

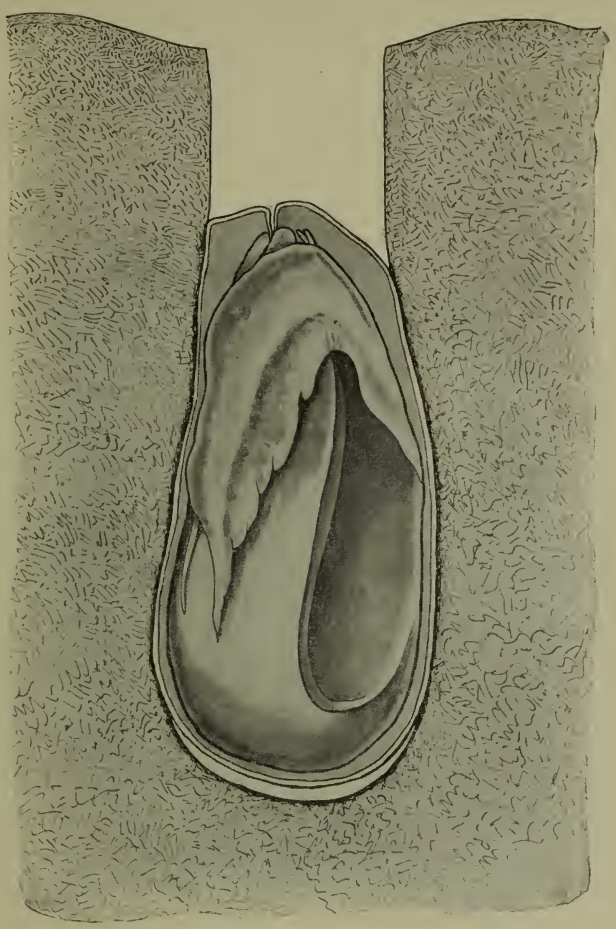
Die Antwort scheint mir ganz klar und eindeutig: Es ist der Protopterus, der im Schlamme die Trockenzeit übersteht. Die Lage von Körper und Schwanz ist die verlangte, und es gibt meines Wissens keine andere Cyste, so vielerlei im Tierreich existieren mögen, mit dem merkwürdigen Verbindungsrohr in den Mund hinein[1]). Hierbei nehme ich nicht das früher übliche und verbreitete Bild, das uns den Lurchfisch einfach im Erdenkloß zeigt, der nur durch das Atemrohr durchbrochen wird, vielmehr die Abbildung von Newton Parker, die ich Bridge (4) entlehne. Sie macht es viel deutlicher, daß der Lurchfisch rings in einer Cyste sitzt, die nur an den Seiten die Verbindung mit den Erdteilen eingegangen ist.

Nun entsteht die weitere Frage: Soll Protopterus der Vorläufer der Tunikaten sein? Das wäre eine vermessene Behauptung. Die Größe allerdings würde der Schlußfolgerung kaum hindernd im Wege stehen, wofür uns Herr Hartmeier ein drastisches Beispiel vorführen wollte. Aber die morphologische Deduktion kann schwerlich

---

[1]) Um möglichst gewissenhaft zu sein, möchte ich hier anführen, daß möglicherweise doch noch Fische existieren, die sich ähnlich gegen Trocknis schützen. Wenn es in der Literatur von Indien z. B. gelegentlich heißt, daß beim Beginne der Regenzeit Tümpel, die vorher trockenen Boden bedecken, sogleich von Fischen wimmeln, so liegt die Annahme nahe, daß sie vorher encystiert in der Erde saßen. Panzerwelse wandern, wie berichtet wird, bei Dürre über Land feuchten Stellen zu, wo sie sich schließlich eingraben, ähnlich wie manche Amphibien. Bestimmter lauten die Angaben schon von Galaxias, dessen Arten die Südspitze des Kontinents bevölkern; sie sollen sich außerhalb des Wassers in Erdlöchern halten. Über diese Höhlen und ihre Entstehung habe ich indes nichts genaueres finden können. Biologisch gehören ja hierher die Erdwohnungen, in denen die Säuger ihren Winterschlaf zu halten pflegen und Centetes den Sommerschlaf, ähnlich Krokodilen und Riesenschlangen. Früher habe ich bereits solche Dinge unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht (12). Bei den höheren Formen ist es klar, daß die Wohnung nicht mit dem Körper zusammenhängt. Bei den Anamnien scheint es ähnlich zu sein. Vorläufig steht die Protopterus-Cyste ganz isoliert, so lange wir nicht die Eischalen dazu rechnen.

mit einem bestimmten Dipnoer einsetzen. Fehlen doch den Appendicularien, von allem anderen abgesehen, die Extremitäten vollständig. Der Lurchfisch bedeutet vielmehr nichts anderes, als eine der bestimmtesten und am klarsten ausgesprochenen Rückwanderer-



Figur 2.
Protopterus annectens, encystiert. Nach N. Parker.

formen vom Land ins Wasser; denn bei diesem Fisch kann kaum ein Zweifel aufkommen, daß er viel mehr mit einer Lunge als mit einer Schwimmblase atmet, auch wenn man sonst in der Homologisierung dieser Organe mit mir u. a. nicht übereinstimmen sollte. Man wird vermutlich an Kaulquappen, noch ohne Lunge und Extremitäten, zu denken haben.

Nun erhebt sich die neue Frage: wie kam es, daß die encystierten Tiere nach Beendigung der Trockenzeit nicht in gewohnter Weise ihre Cyste verließen, sondern in der ursprünglichen Lage in ihr blieben und sie erweiterten? Da fällt zunächst auf, daß sämtliche Tunikaten strenge Meeresbewohner sind im Gegensatz zu jenen alten Rückwanderern, den Dipnoern und Amphibien, die ebenso streng an das Süßwasser gebunden sind. Hier ist mit geophysischen Verhältnissen zu rechnen, mit dem Untertauchen von Trockengebieten, welche die Cysten enthielten, unter den Meeresspiegel. Auf den Ort und den Vorgang im einzelnen kommen wir nachher zurück. Gesetzt den Fall, das Salzwasser wirke verändernd auf die Cyste und erschwere ihre Auflösung, so haben wir, den äußeren Umrissen nach, die Appendicularie in ihrem Gehäuse. Die große Mehrzahl mag bei der Katastrophe zugrunde gehen; die wenigen aber, welche die Änderung vertragen, werden Wasser in ihre Mund- und Rachenhöhle aufnehmen zur Atmung; und wenn dabei Micro- oder Nannoplankton mit einströmt, werden sie es zur Nahrung verwenden, ganz nach früherer Gewohnheit der Kaulquappen, in klaren Tümpeln ohne Pflanzenwuchs und größere animalische Bewohner von mikroskopischen Organismen, vorwiegend von Protisten, zu leben. Vermutlich liegt in dem Wechsel des Mediums auch schon der Anlaß für die allmähliche Erweiterung der Cyste. Das Wasser wird nicht mehr, wie es der Atmung zukommen würde, gewechselt durch In- und Exspiration, sondern es wird, der Nahrung wegen, in den Darm geleitet in einseitiger Richtung. Das bedingt aber vermutlich eine starke Wasserabgabe durch die Haut, und diese dehnt die abgeschiedene Cyste, soweit es deren Zähigkeit zuläßt, bis schließlich das Appendiculariengehäuse herauskommt. Der Vorgang ist der gleiche, wie ich ihn für die Bildung der Schwimmschale oder Scaphoconcha der Echinospira- oder Lamellariidenlarve in Anspruch genommen habe (5). Mit dem Verlassen der Eischale tritt ein ähnlicher Wechsel des Mediums ein, das durch den Mund einströmende Wasser entweicht durch die Haut, am stärksten da, wo diese am dünnsten ist, in der Mantelfläche nämlich. Sie dehnt die noch zarte, nur aus Periostracum bestehende Schale zur Schwimmschale. Diese bleibt nachher konstant, während die Schneckenlarve darin wächst, ganz entsprechend der Appendicularie, nur daß bei der letzteren der Vorgang sich wiederholen kann. Versuche, in welchen Intervallen die Erneuerung statthaben kann, fehlen meines Wissens bei der Schwierigkeit, die Tiere länger im Aquarium zu beobachten. Eine Vermutung wird

gleich zur Hand sein. Hier nur noch der Hinweis, daß bereits bei den Fischen der Exspirationsstrom unterdrückt ist. Doch können sie deshalb nicht zum näheren Vergleich mit den Tunikaten herangezogen werden, weil bei diesen der Mundhöhlenboden, der bei den Vertebraten an und für sich für den Nahrungserwerb prädestiniert ist, sich in Anpassung an das Mikroplankton zur Flimmerrinne des Endostyls umgebildet hat.

Morphologische Bedeutung der Cyste.

Die Protopteruskapsel als eine reine Schleimcyste zu betrachten, die von der Haut abgesondert wird, hat entschieden die in den Mund führende Einbiegung gegen sich; typische Cysten laufen kontinuierlich ringsherum. Dazu kommt noch, daß der Raum zwischen der Cystenwand und der Haut des Fisches mit Schleim erfüllt ist, daß also ein fortdauernder Zusammenhang besteht. Der Form nach erinnert jene Kapsel vielmehr an einen Häutungsprozeß, bei welchem die Exuvien in gleicher Weise die Mundhöhle mit umfassen und hier ein Rohr bilden. Bei Molchen sieht man noch ähnliche Bildungen. Im Grunde genommen scheinen hier beide Prozesse, Häutung und Schleimabsonderung durch die Haut, zusammenzutreffen; während die Wirbeltiere des geraden Hauptstammes (s. o. 3. Jaekel) ihre Schleimhäute auf die inneren Organe beschränken, neigt bei der Rückwanderung ins Wasser auch das äußere Integument zur Schleimbildung und wird oft zur Mucosa. Wir stehen hier an einem wichtigen Punkte der Colloidchemie. Das Wesen der festweichen organischen Stoffe beruht auf der dichten Annäherung unendlich kleiner fester Partikel, welche die sie verbindende Flüssigkeit als eine Art Mutterlauge mit ungeheurer Oberflächen- oder Kapillarattraktion zwischen sich festhalten und dadurch der Verdünnung durch eindringendes Wasser entgegenwirken. Diese Wirkung wird am ehesten durchbrochen beim Schleim, der durch Wasseraufnahme quillt. Es mag gleich hier bemerkt werden, daß der Schleim vielleicht diejenige Colloidsubstanz ist, die nächst dem Protoplasma Tieren und Pflanzen am meisten gemeinsam zukommt; und so wenig wir von der Natur des tierischen Schleims in seinen mancherlei Abstufungen wissen, so führt doch der Pflanzenschleim ohne weiteres in die Kohlehydrate über, und aus dieser chemischen Verwandtschaft erklärt sich wohl das merkwürdige Auftreten des kompliziertesten Kohlehydrates, der Cellulose, im Mantel der Tunikaten.

Die Neigung zum schleimigen Aufquellen beim Übergang ins Wasser ist ja bekannt genug. Sie tritt wohl am stärksten hervor in den Geschlechtswegen und Geschlechtsprodukten, im Laich der Basommatophoren und Opisthobranchien, der Frösche und selbst vereinzelter Phryganiden, in den Eileitern der Frösche und der Pulmonaten. Für das Integument mag man die Haut der Pulmonaten oder der Myxine als Muster nennen, in gewisser Weise bilden die Tritonen ein klassisches Beispiel mit ihrer Hautverschiedenheit in den verschiedenen Jahreszeiten. Während des Landaufenthaltes gleicht das Integument etwa dem eines Chamaeleons und wird von Wassertropfen nicht benetzt, das Hochzeitskleid für den Wasseraufenthalt bedeutet nicht nur eine Umwandlung der Haut nach Farbe und Form, sondern auch nach dem Verhalten zum Wasser, von dem es nunmehr ohne weiteres benetzt wird.

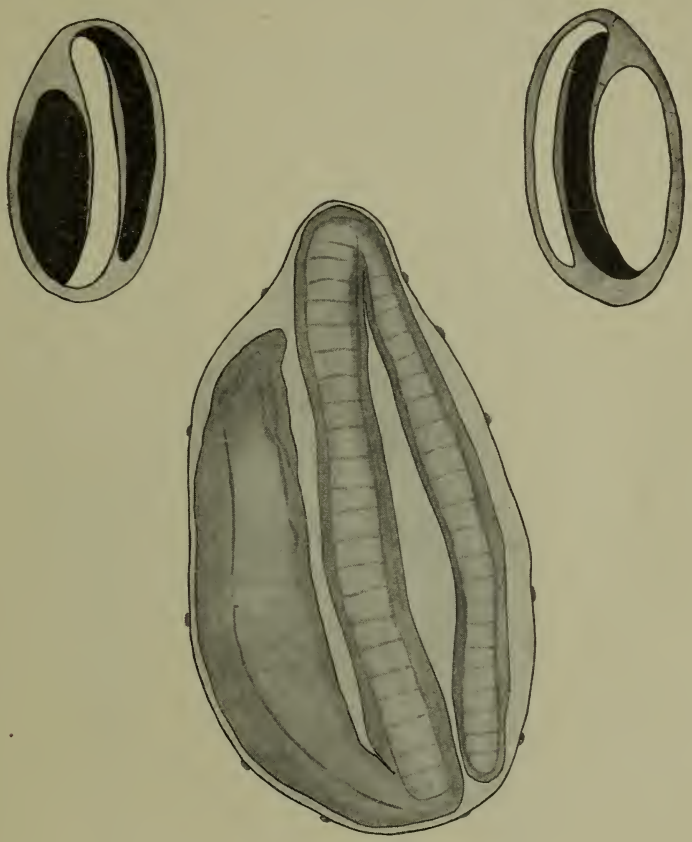
Die Gehäusebildung der Appendicularien scheint nach Lohmann lediglich auf Schleimabsonderung besonders umgebildeter Zellen, der Oikoplasten, zu beruhen, so daß die Beziehung zur Häutung nicht mehr klar hervortritt. Anders bei den meisten übrigen Tunikaten, bei denen der Mantel von Zellen durchsetzt ist. Dabei fällt es auf, daß die Zellen der durch Trocknis erzwungenen Exuvie noch nicht abgestorben zu sein scheinen, sondern eben in und mit dem Schleim nach neuer Durchfeuchtung weiterleben können. Die Verbindung der Cyste mit der Haut durch die Fäden der Reuse deutet doch wohl auf einen festeren Zusammenhalt der ersteren, als es bei einer einfachen Abscheidung zu erwarten wäre, d. h. auf einen Häutungsvorgang. Doch braucht ein solcher ebensowenig mit Notwendigkeit vorhanden zu sein, als bei der Scaphoconcha der Echinospiren, die auch durch Conchinfäden mit dem Mantel verbunden ist. Eine nähere Untersuchung der Protopterus-Cyste, ob sie Zellen oder Zellreste enthält, wäre sehr erwünscht. Am klarsten dürfte die Sache liegen bei der Larve von

Doliolum.

Hier ruht der Embryo am Grunde des Meeres in einer Eischale, die noch Follikelzellen enthält, nach Uljanin (6) und Heider (7). Nichts aber in der Entwicklungsgeschichte der Tunikaten erscheint so unsicher, als die Deutung der Follikelzellen und der Eischale. Bald werden die mit ihr verbundenen Zellen von der Mutter abgeleitet, bald als Abscheidungsprodukte des Dotters hingestellt. Heider stellt (s. S. 1267 ff.) die sehr verschiedenen Ansichten über die Entstehung der Follikel- und namentlich der sogenannten Testa-

zellen von den Ascidien zusammen und bemerkt bei den übrigen, daß sich ihre Eibildung an jene anzuschließen scheine. Einige Sicherheit dürfte die Ansicht haben, daß die Eischale durch Zellen, die vom Ei ausgestoßen werden, verstärkt wird. Darf man es einen ersten Häutungsprozeß nennen? Das scheint mir die richtige

Figur 4. Figur 5.



Figur 3.

Fig. 3. *Doliolum*-Embryo in der Eischale. Nach Uljanin.
Fig. 4 und 5. Derselbe, schematisiert, von rechts und von links. Die eine Körperseite ist schwarz, die andere weiß gehalten.

Deutung, und die Eischale von Doliolum entspricht in Wahrheit einer Cyste, die durch Abscheidung und Häutung vom Embryo aus gebildet wurde, allerdings ein Häutungsprozeß von stärkster Zurückdatierung.

In solcher Hülle liegt der Embryo, für dessen wesentliche Zustände zunächst Heider's gedrängte Schilderung zitiert sein

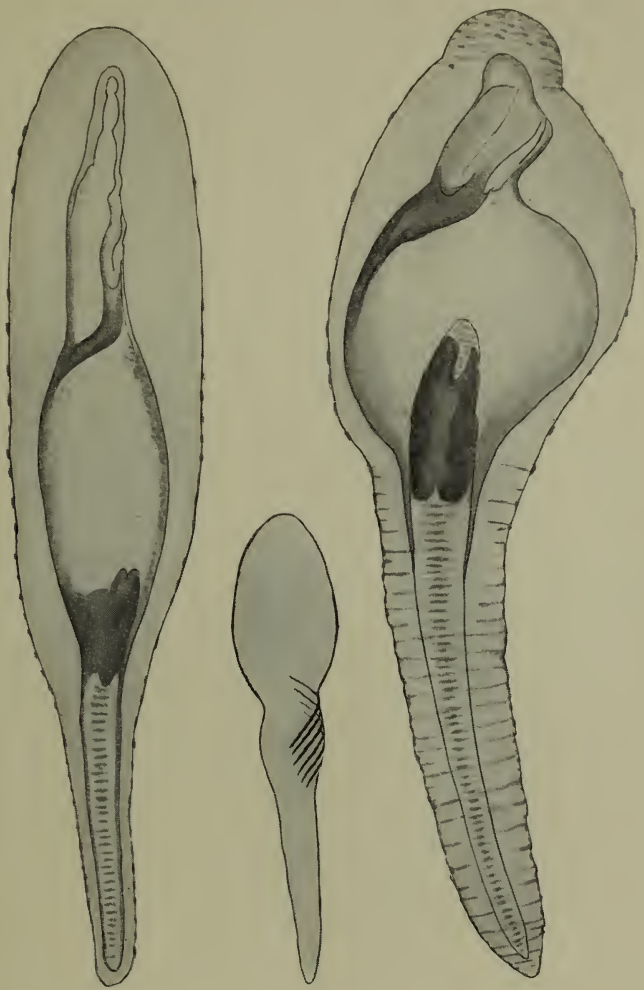
mag. „Im nächstfolgenden Stadium erscheint der Embryo mehrfach innerhalb der Eihaut geknickt. Wir können den erwähnten vorderen Körperabschnitt, dessen Hauptmasse durch die umfangreiche Ganglienanlage repräsentiert ist, von einem in zwei Winkel abgeknickten Schwanzabschnitt unterscheiden, in welchem wir bereits die Chorda entwickelt sehen. Wie die ganze Länge beider Körperregionen, sind zwei seitliche Mesodermstreifen zur Entwicklung gekommen . . . (s. Fig. 3).

Da die sich nun anschließenden Stadien bereits imstande sind, sich vom Grunde des Meeres, auf welchem das abgelegte Ei ruht, zu erheben, und vermittelst der Bewegungen ihres langgestreckten Schwanzabschnittes umherzuschwimmen, so werden sie gewöhnlich als Larven bezeichnet, obgleich sie noch von der stark ausgedehnten Eihaut umhüllt bleiben, an welcher noch Reste der Follikelzellen zu erkennen sind. Es ist nicht genau bekannt, wann diese Eihaut abgeworfen wird. Der Körper dieser den Ascidienlarven ähnlichen pelagischen Entwicklungsstadien ist langgestreckt und durch das Vorhandensein einer die Körpermitte einnehmenden, blasenförmigen Auftreibung des Ektoderms ausgezeichnet, welche durch Ansammlung einer klaren Flüssigkeit zustande kommt. Durch die Entwicklung dieser Blase wird der Körper in einen vorderen und hinteren Abschnitt vollständig getrennt. Aus dem vorderen Körperabschnitt bildet sich das junge Doliolum (ungeschlechtliche oder Ammenform), während die Ektodermblase und der Schwanzabschnitt als provisorische Larvenorgane zu betrachten sind und später rückgebildet werden. Der Bau des Schwanzabschnittes entspricht dem der Ascidienlarven. Derselbe enthält die Chorda und seitliche zu Muskelplatten umgebildete Mesodermstreifen. An dem vorderen Ende des Schwanzabschnittes erscheint ein Teil der Mesodermzellmasse nicht zu spindelförmigen Muskelfasern umgewandelt. Von diesem werden später zwei Zellhaufen in die Ektodermblase abgegeben, wo sie sich auflösen und in Blutkörperchen umwandeln (vgl. Fig. 6, 7, 8).

Der vordere Körperabschnitt enthält die sehr umfangreiche Anlage des Zentralnervensystems und den vorderen Abschnitt der seitlichen Mesodermstreifen, welche ebenfalls von ihrem hinteren Ende Elemente in die Ektodermblase abgeben, die sich zu Blutkörperchen umwandeln.“ Nachher erfolgt die Ausbildung des Pharynx, Darmkanals usw.

In dieser Umformung, die ich absichtlich in extenso wiedergegeben habe, vollzieht sich die wichtigste Verwandlung. Der Embryo, der in seiner Kapsel am Meeresboden ruht, entspricht mit

seinem eingeknickten Schwanz durchaus dem Protopterus in seiner Cyste, die nur insofern abweicht, als sie sich rings geschlossen hat, ohne den Zusammenhang am Munde zu wahren, also eine gewöhnliche Cyste geworden ist, wie man sie anfangs auch dem Protopterus



Figur 6. Figur 8. Figur 7.

Fig. 6 und 7. *Doliolum*-Embryo nach der Streckung. Nach Uljanin.
Fig. 8. Derselbe, schematisiert. Die Linien zeigen die Drehung der proximalen Schwanzhälfte an.

zuschrieb. Wir kommen nachher auf eine schärfere Beziehung zurück. Nun folgt der Übergang zur Schwimmform. Das Tier sucht sich zu strecken und aus der Cyste zu befreien. Sie gibt aber nicht nach und ist nicht dehnbar genug, daß der Schwanz

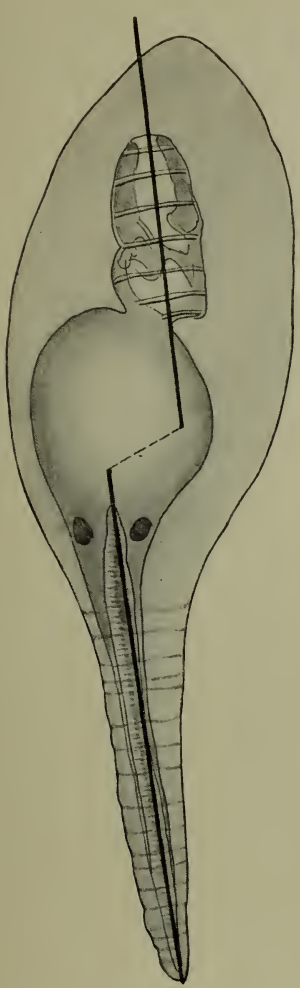
sich einfach aufrollen und strecken könnte. Die Streckung erfolgt in dem beengten Raume vielmehr so, daß die distale Endhälfte des Schwanzes gewaltsam sich nach hinten hinausschiebt und die Cyste vor sich hertreibt; das Vorderende drängt ebenso nach vorn; der Mittelkörper wird umso enger zusammengehalten. Wir befinden uns hier in Halle im Zentrum der Entwicklungsmechanik, und so mag der Genius loci uns zu einer einfachen mechanischen Ableitung verhelfen. Ein primitives Modell mag sie erläutern[1]). Bei dem geknickten Schwanz verläuft die proximale Vorderhälfte dem Körper entgegengesetzt, ihre linke Seite liegt rechts, ihre rechte links; die distale Hinterhälfte liegt normal zum Körper. Drängt der Körper nach vorn, die distale Schwanzhälfte nach hinten, so muß die proximale Schwanzhälfte, etwa einschließlich des Afterendes vom Körper, eine Schleife beschreiben, so daß ein ventraler Punkt der Medianebene bis auf den Rücken verlegt wird. Dabei wird der gedrehte Teil einer gewaltsamen Zerrung unterworfen, welche die Gewebe, namentlich das Mesoderm, zumal die eben erst differenzierten Muskelzellen, aus ihrer Form bringt und auf die Stufe des indifferentesten Gewebselementes, d. h. die der Blutzellen, zurückschraubt. Damit ist die vordere Schwanzhälfte zugleich ihres Tonus verlustig gegangen, daher sie zur Blase aufschwillt. Das ist die Entstehung der merkwürdigen Ektodermblase, die den Vorderkörper vom Schwanz trennt. Sie ist keine einfache Erweiterung, sondern Uljanin's Abbildungen zeigen aufs deutlichste die Schleifenbildung oder Torsion, die bisher unbeachtet blieb. Wir kommen gleich darauf zurück, nach Einschaltung einiger Bemerkungen. Mehr nebenher möchte ich darauf hinweisen, daß nicht nur der Schwanz nachträglich resorbiert wird, wie bei den Fröschen; vielmehr erscheint auch das Vorderende nach der Streckung in Uljanin's Figuren deformiert und gedehnt, so daß wohl auch hier noch einige Reduktionen nötig sein werden.

Sodann möchte die wunderliche verzerrte Figur des jungen Doliolum ins Auge zu fassen sein. Der Schwanz hinter der Blase liegt nicht in der geraden Verlängerung des Vorderkörpers, sondern, wiewohl mit paralleler Längsaxe, doch eigenartig verschoben, gerade so, wie es das plumpe Modell zeigt.

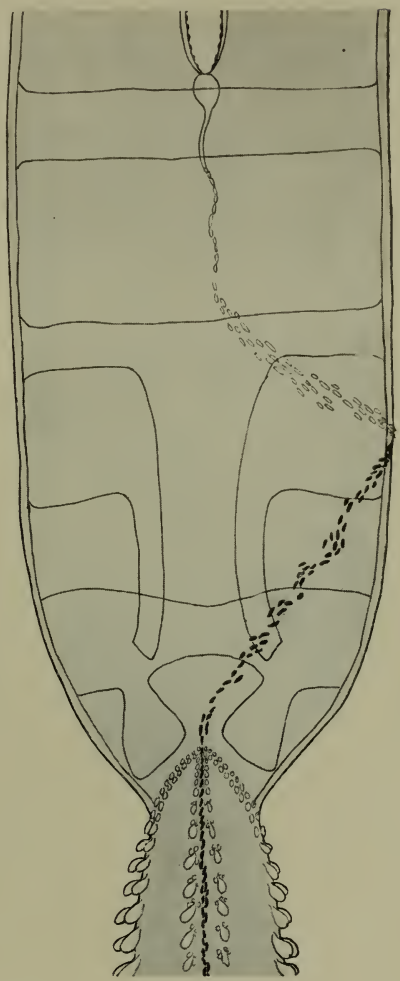
---

[1]) Als Modell dient eine aus zähem Papier geschnittene Kaulquappe, von der Seite gesehen. Der Schwanz wird doppelt zurückgeschlagen, wie in Fig. 4 und 5. Faßt man dann die Figur am Kopf- und Schwanzende und streckt sie in die Länge, so beschreibt die vordere Schwanzhälfte, indem sie nach hinten gezogen wird, die Schleife.

Von höchstem Interesse erscheint die rein mechanische, durch Druck und Zerrung bewirkte Umwandlung des bereits in histo-



Figur 9.



Figur 10.

Fig. 9. *Doliolum*-Embryo. Frei nach Uljanin. Die starke Linie ist die in der Mitte gebrochene Längsachse des Körpers.

Fig. 10. Dorsalansicht des hinteren Körperabschnittes einer *Doliolum*-Amme. Von dem auf der Bauchseite vorn hinter dem Pericard gelegenen rosettenförmigen Organ wandern die Urknospen nach dem Stolo prolifer, wo sie sich zu Median- und Lateralknospen ordnen. Nach Barrois. Aus Korschelt und Heider.

logischer Differenzierung begriffenen Mesoderms in Blutzellen, d. h. da Erythrocyten nicht in Frage kommen, die Wiedererlangung embryonaler Plastizität. Denn die Leucocyten der niederen Tiere

scheinen in erster Linie berufen, bei der Reparatur aller möglichen Gewebe in Tätigkeit zu treten und in die verschiedensten Lücken einzuspringen, wovon ich vielleicht als erster vollen Gebrauch machte, als ich vor langen Jahren bei der Schizogonie der Echinodermen die ganze neugebildete Hälfte auf die Lymphzellen des Wassergefäßsystems glaubte zurückführen zu sollen (8) — wie zu erwarten, damals ohne Zustimmung.

Bei Doliolum aber führt die Sache viel weiter, zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung nämlich. Es sind dieselben abgequetschten Gewebselemente aus dem Anfang und Ende der sogenannten Ektodermblase, d. h. der proximalen Schwanzhälfte, aus denen sich die Knospen der Amme bilden; vorn an der Bauchseite liegt das rosettenförmige Organ, hinten oben, nach Resorption des Schwanzes, der Stolo prolifer (Fig. 10). Von ersterem wandern sie in einer Schleifenlinie zum letzteren hinauf, und zwar genau in der Schleifenlinie, die durch die Torsion bei der Streckung des Embryos und der Bildung der Ektodermblase vorgezeichnet wurde. Die Torsion mit allen ihren Folgen wird durch die Linie nur bestätigt; so viel ich sehe, ist die Körperhälfte, der die Linie folgt, die Außenseite der Wurzel des zurückgeschlagenen Schwanzes. Doch läßt Uljanin's Figur keine genaue Bestimmung zu, ob der Embryo den Schwanz nach rechts zurückschlug oder nach links wie die Hunde. Von hohem entwicklungsmechanischen Interesse ist die Gruppierung und Differenzierung der in drei Kolonnen angeordneten Knospen des Stolo, von denen bloß die der mittleren Kolonne bilateral symmetrisch bleiben und fortpflanzungsfähig werden, während die der seitlichen Kolonnen sich nur halbseitig ausbilden, wie zwei antimere Organe, keine Gonaden entwickeln und zu niederen Stufen herabsinken, wie etwa die einzelnen Glieder eines Siphonophorenstocks zu Organen geworden sind. Das Interesse muß sich bis zur höchsten Potenz steigern, wenn wir jetzt Doliolum in verhältnismäßig kurzer Linie von echten Vertebraten ableiten können. Die Umbildung ist allerdings erst noch in einzelnen Zügen zu verfolgen. Betonen möchte ich hier nur, daß bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tunikaten, soweit sie nicht bis zum Embryo zurück verschoben ist wie bei Pyrosoma u. a., die Knospenbildung von einer Gruppe indifferenter Zellen an der Grenze von Körper und Schwanz ausgeht, dem Eläoblast nämlich. Sie dürfte überall mit der gleichen Torsion des encystierten Embryos zusammenhängen, wofür die Morphologie weiteren Anhalt liefert.

Es versteht sich von selbst, daß bei der Diskussion von Übergängen zwischen zwei stark getrennten und doch zusammengehörigen Tiergruppen, bei größeren Sprüngen also, mehr oder weniger phantastische Rekonstruktion an die Stelle demonstrativer Beweise zu treten hat, denn die Übergangsformen, durch einen schroffen Wechsel der Lebensbedingungen erzeugt und daher mehr lokalisiert und von kurzer Dauer, sind selten erhalten, wofür die Paläontologie genügend Beispiele liefert. Leider werden damit die Rechnungen unsicher genug. Das gilt zunächst von der

Kloake und dem Peribranchialraum.

Unter den Wirbeltieren ist die Kloake charakteristisch für sämtliche Gruppen von den Amphibien bis zu den Monotremen, nicht aber für die Fische und die übrigen Säuger, die Mammalia im Sinne Jaekel's, nachdem er die Monotremen zu den Paratherien verwiesen hat. Unter der Voraussetzung, daß wir uns an bekannte Formen zu halten haben, werden wir somit auf die Amphibien verwiesen als die einzigen, die beim Übergang ins Wasser zur Kiemenatmung gegriffen haben. Der Körpergestalt wegen bieten sich da natürlich die gedrungenen Kaulquappen der Anuren, die ja auch allein mit den Tunikaten die so sehr auffallende Resorption des Schwanzes gemein haben, eine jedenfalls tiefgreifende Erwerbung, die vielleicht gar nicht hoch genug angeschlagen werden kann. Die gedrungene Gestalt der Anurengruppe, noch dazu in der Lage, daß der Schwanz sich möglichst ventral zurückschlägt, wodurch die Bauchseite verkürzt wird, läßt wohl den Durchbruch der Kiemensäcke nach der Kloake zu verständlich erscheinen. Aber es sind einige Punkte mehr, die hier wohl herangezogen werden können. Zunächst mag man betonen, daß die Kloakenbildung bei keinem Wirbeltier stärker zu sein scheint als bei den altertümlichsten Anuren, d. h. den Aglossen. Bei Pipa wird die Kloake als Ovipositor weit ausgestülpt und schlägt sich auf den Rücken hinauf (9), wodurch die Übertragung der Eier in die Rückenrunzeln, die nachher die Waben ergeben, verständlich wird. Es versteht sich von selbst, daß die Kloake schon vorher gut entwickelt sein mußte, und ihre Dehn- und Schwellbarkeit kann wohl ebensogut für die Ausdehnung nach innen beansprucht werden, wie sie die Tunikaten kennzeichnet. Einige Frösche vom Ostpol, *Rana natatrix, cavitympanum, jerboa* u. a. haben die

Kiemenöffnung oder das Spiraculum weit links hinten liegen, der Schwanzwurzel näher als der Schnauze (9). Erscheint da eine Verbindung zwischen Kloake und Spiraculum ganz ausgeschlossen? Die asymmetrische Lage dieses Spiraculums, gewöhnlich weit weniger unter den Asymmetrien des Wirbeltierkörpers betont als die allen geläufige Verschiebung des Plattfischauges, erinnert an die Verhältnisse der Ascidien; das Spiraculum der Anuren liegt entweder median oder auf der linken Seite, nur der Enddarm der Ascidien verbindet sich ebenso mit dem linken Kloakenbläschen. Mir ist nicht bekannt, ob jemand die Asymmetrie mit gekrümmter Embryonallage in Zusammenhang gebracht hat. Der Gedanke scheint nahe zu liegen. Die Asymmetrie ist sekundär durch Schluß des rechten Spiraculums entstanden. Damit kämen wir wenigstens auf die beiden Kloakenbläschen der Tunikaten, von denen das linke den After aufnimmt. Die ontogenetischen Verhältnisse des Peribranchial- und Kloakenraums sind bei den Tunikaten noch wenig geklärt nach Heider's Darstellung (7) — Größe der Kloakenbläschen, Beteiligung von Ekto- und Entoderm u. dgl. — Eine bestimmte Rechnung läßt sich daher kaum durchführen. Doch deutet wohl gerade der Widerspruch in den Beobachtungen der Forscher auf verschiedene Wege der Entwicklung. Vielleicht kann man wenigstens einige Fingerzeige herauslesen.

Die Appendicularien scheinen am wenigsten abgewichen, da sie die Embryonal- oder Larvenform am reinsten bewahrt haben. Der After trennt sich zwar von der Kloake, die in zwei symmetrische Einstülpungen zerfällt, aber er bleibt zentral in der Mediane, so wie die symmetrischen Spiracula in seiner Nähe.

Die Torsion bei Doliolum haben wir gesehen. Sie fällt in die Ebene der Kloake selbst; wenn sie bei den zumeist untersuchten Ascidien nicht zu einer Ektodermblase und gewissermaßen zur Zertrümmerung des Mesoderms in der Schwanzbasis geführt hat, so liegt das wohl in dem früheren Ausschlüpfen der Larve, durch Zerreißen der Eischale oder Cyste bedingt. Immerhin wird die Torsion angedeutet durch Verschiebung des Afters nach links und oben. Schließlich haben wir ja hier wie bei allen übrigen Formen wieder die einheitliche Kloake, wie bei den Amphibien, nur zum Peribranchialraum erweitert.

Die Kiemenspalten brechen wohl im allgemeinen in der Ordnung von vorn nach hinten durch, wie bei den Kaulquappen. Doch ist hier wieder noch manches unklar und als wesentlicher Faktor tritt nur die Abhängigkeit der Atmung von der weiten Mundhöhle

bei beiden Gruppen hervor. Man mag wohl selbst darauf hinweisen, daß bei keiner anderen Gruppe von Wirbeltieren die Rachenhöhle solcher Erweiterungen fähig ist und dabei so verschiedene Wege einschlägt als bei den Anuren in Schallblasen, Brutsäcken und Lunge.

Die Befestigung der Ascidien.

Ich habe kaum nötig, die Haftpapillen der Ascidienlarven zu erwähnen, mit denen sie sich festsetzen. Sie entsprechen ohne weiteres den gleichnamigen Organen der Anurenlarve, die wohl innerhalb der Wirbeltierreihe ohne Gegenstück dastehen.

Dabei mag daran erinnert sein, daß die Protopteruslarve einen ebensolchen Saugnapf besitzt, wie die Anurenquappe, wie sie überhaupt mit der Amphibienlarve viel größere Ähnlichkeit zeigt als mit Fischlarven (4).

Bewegung. Gehirn und Sinneswerkzeuge.

Daß mit der sessilen Lebensweise hochgradige Reduktionen einhergehen müssen, bedarf kaum der Erwähnung. Als sessil haben meiner Meinung nach nicht nur die Ascidien zu gelten, sondern ebenso die Appendicularien in ihrem Gehäuse in bezug auf den Körper; nur der Schwanz behält dabei seine Muskulatur. Doliolum soll sehr beweglich sein. Doch ist die Lokomotion wohl auf die Stufe niederer Planktonten zurückgesunken, wie etwa der Quallen; fällt doch bei ihm so gut, wie bei Salpen und Pyrosomen, mit dem Verzicht auf die Nahrungsaufnahme in Form von Bissen zugleich der Reiz zu individualisierten Bewegungen weg, so daß noch höhere Gleichförmigkeit erzielt wird als bei den Medusen, etwa mit den Schwimmglocken der Siphonophoren zu vergleichen. In den offenen oder völlig geschlossenen Muskelreifen der Hemi- und Cyclomyarier unter den Thaliaceen ist eine deutliche Metamerie ausgeprägt oder vielmehr eine Pseudometamerie, wie ich sie für den Kopf annahm (1); denn es fehlt eine ausgesprochene Beziehung zu metameren Nervenanlagen oder anderen Organen, und die Entstehung geht von einer fortlaufenden Muskelschicht aus durch Zerteilung. Ob es einst gelingen wird, bestimmte Zahlenbeziehungen in der Segmentierung herauszufinden, muß wohl noch dahingestellt bleiben.

Mit der Sessilität und dem Verschwinden willkürlicher, individualisierter Bewegungen hängt die Reduktion der Sinneswerkzeuge und der Hirnblase zusammen. Die Schwimmformen bedürfen

wenigstens noch der Statocyste. Das verwunderlichste dabei ist wohl die asymmetrische Ausbildung sonst paariger Organe in der Einzahl. Die Statocyste zwar pflegt median zu liegen, es fehlt aber auch nicht an einer Angabe, wonach sie erst einseitig asymmetrisch angelegt wird und nachträglich in die Mittelebene rückt (7). Das könnte dann allgemein eingetreten sein, entsprechend der physiologischen Forderung, die für ein Gleichgewichtsorgan Symmetrielage verlangt. Woher aber stammt die asymmetrische, einseitige Anlage? Da liegt es wohl nahe genug, an die zusammengekrümmte Form des Protopterus zu denken, bei dem sich die Schwanzspitze über den Kopf schlägt. Das wahrscheinlichste dürfte sein, daß die am besten zugedeckte Seite Auge und Ohr zunächst eingebüßt hat. Die Salpen machen in gewisser Weise eine Ausnahme, indem die abgelenkte Entwicklung mit Viviparität und Placenta auch die übrigen Verhältnisse bald abändert und die Schwanzbildung unterdrückt, in mancher Hinsicht jedoch durch den Wegfall des mit freier Larvenbewegung verbundenen Anpassungszwanges bis zu gewissem Grade konservierend gewirkt hat. Wir finden daher bei manchen noch die beiden typischen invertierten Vertebratenaugen wenigstens ihrer Anlage nach neben dem Parietalauge vom Bau der Evertebratenaugen. Die ersten verschwinden zunächst als die phylogenetisch späteren Erwerbungen. Diese bessere Erhaltung des höchsten Sinnesorganes ist aber nicht ohne Einwirkung auf die Hirnblase geblieben, die hier noch in drei Abschnitte zerfällt. Wenn die neuere Anatomie beim Vertebratenhirn mit einer Folge von fünf Anschwellungen oder Blasen rechnet, so kann man darauf hinweisen, daß sie einander nicht gleichwertig sind, und daß die ältere Zoologie mit nur drei Blasen rechnete, wie es etwa noch Leuckart im Kolleg vortrug. Der vollständige Schwund der Gliederung in der Hirnblase der übrigen Tunikaten hat die Ähnlichkeit mit dem Vertebratenhirn so weit verwischt, daß eine nähere Parallele zur Unmöglichkeit wird.

Weitere Ableitungen, wie die Hypophyse, die Deutung des Seitennerven als Vagus, können durch die vorgetragene Theorie nur gewinnen.

Bemerkungen über die Anuren.

Jaekel stellt die Mikrosaurier, Paratherien und Säuger in die direkte Linie der Tetrapoden; Amphibien, Reptilien und Vögel aber sollen Nebenrichtungen bilden (s. o.). Zu einem anderen Resultat wird man kommen, wenn man die Schädelentwicklung nach

Gaupp verfolgt (10). Der Schädel ist im allgemeinen hervorgegangen „aus Konkreszenz von Wirbeln oder, allgemeiner gesprochen, von spinalen Skelettmetameren." Da zeigt sich, daß in die Schädelbildung der Sauropsiden und Säuger drei Wirbel mehr eingegangen sind, als in die der Amphibien. Das Ergebnis ist gewonnen durch die Analyse der Nerven: der Hypoglossus der Amphibien kommt nicht aus dem Bereiche des Schädels, sondern wird durch die vordersten freien Spinalnerven repräsentiert. Die Art des Beweises kann schwerlich auf dem Felde der Paläontologie Geltung erlangen. Aber es leuchtet doch ein, daß die ältesten bekannten Tetrapoden den Amphibien nähergestanden haben müssen, als die einfachsten Amnioten. Freilich, die durch Anpassung ans Wasser erworbene Metamorphose mit dem aquatilen Jugendstadium der Kaulquappe bedingt eine Nebenrichtung im Jaekel'schen Sinne. Nur ist es merkwürdig genug, daß v. Mehely nach Jaekel's (3) Zitat einen Frosch entdeckte mit direkter Entwicklung ohne Larvenstadium, den Phrynixalus Biroi von Neuguinea, d. h. aus dem Ostpolgebiet, das so viele altertümliche Formen bewahrt hat. Man kann von länger bekannten Formen ihm schon solche an die Seite stellen, wo die Larvenentwicklnng zur Embryonalentwicklung im Ei geworden ist, ohne Durchbruch von Kiemenspalten, wie Hylodes martinicensis. Wir haben aber damit die größte Amplitude in der Entwicklung, mit den verschiedensten Formen der Brutpflege und der Quappe, d. h. der Anpassung ans Wasser.

Dazu kommt die Paläontologie. Die Amphibien treten bekanntlich frühzeitig im Paläozoicum auf in großer Reichhaltigkeit. Dann tauchen sie erst wieder nach langer Pause beim Übergange zum Kaenozoicum auf. Man nimmt gewöhnlich an, daß der zeitliche Zusammenhang während des Mesozoicums durch die Apoda oder Coecilien hergestellt wurde, die als Humusbewohner sich sehr schlecht für die Fossilisation eignen. Ihr Hautskelett erinnert an die Stegocephalen, die Jaekel nicht mehr bei den Amphibien belassen will, aus einem etwas auffälligen Grunde; der Besitz von Kiemen neben Lungen soll nicht mehr entscheidend sein, weil wir jetzt auch rezente Amphibien ohne Kiemen kennen. Ich bin in der Pendulationstheorie (11) zu dem Schlusse gekommen, daß die Flucht ins Wasser bei diesen amphibischen Tetrapoden jedesmal bei polarer Phase erfolgte, um den Temperaturgegensätzen und der fortschreitenden Abkühlung des Landes zu entgehen, eine klare Parallelschöpfung nach Zeit und Ort, denn der Hergang vollzog sich jedesmal unter dem Schwingungskreis. Dabei möchte es gleich-

gültig sein, wo in der früheren oder späteren Epoche der Ausgangspunkt gesucht wird. Gerade Gaupp's Untersuchungen des Schädels, auf den Jaekel hier das Hauptgewicht legt, beweisen, daß auch die tertiäre Amphibienschöpfung von primitiven Tetrapoden ausging. In der Hautpanzerung waren die paläozoischen reptilienähnlich so gut wie die Coecilien. In bezug auf die alten Formen sagt Jaekel: „Die historische Entwicklung dieser Formenkreise ist noch ganz dunkel," und in bezug auf das ganze System: „Die Formenkreise der Amphibien sind in phylogenetischer Hinsicht noch ganz ungeklärt." An den Anuren fallen die Reste von Hautskeletten auf, an den Zehen von Xenopus, auf der Oberseite von Ceratophrys und Triprion; sie übertreffen darin weit die Urodelen, bei denen Onychodactylus das einzige Beispiel ist, wenn wir von der einfach körnigen Hautbeschaffenheit der Tritonen auf dem Lande absehen. Nun ist ein echter Frosch aus dem spanischen Jura bekannt geworden (3 S. 126); man möchte daher annehmen, daß die Anuren den Zusammenhang vom Paläozoicum an gewahrt haben. Eins dürfte feststehen: sie sind die niedrigsten Tetrapoden, welche die wichtigste Errungenschaft der Wirbeltiere, auf denen ihr Übergewicht beruht, die beiden Extremitätenpaare und die damit verbundene Lokomotion auf dem Lande zur höchsten Steigerung gebracht haben; der Sprung des Frosches ist eine maximale Leistung, und selbst eine laufende Kröte läßt jeden Molch an Geschwindigkeit weit hinter sich.

Dieser hohen Ausprägung terrestrischer Lokomotion steht die ebenso energische Anpassung an das Wasserleben gegenüber; sie geht zwar nicht so weit als bei den Urodelen, insofern es keine perennibranchiaten Anuren gibt. Die Vielseitigkeit des Vorgangs aber und die histologisch-biologischen Konsequenzen dürften weit beträchtlicher sein. Der wechselnden Ausbildung des Peribranchialraumes wurde bereits gedacht, wie auch schon auf die Skala der Metamorphose hingewiesen wurde von der direkten Entwicklung bis zur vollkommenen Verwandlung, die in der Resorption des Ruderschwanzes noch weit über die der Urodelen hinausgreift. Hier gehen vermutlich Palingenie und Neogenie hochgradig durcheinander.

Als neogenetische Merkmale würde ich etwa ansprechen:

Erwerbung äußerer Kiemen,
Durchbruch der Kiemenspalten und Peribranchialraum,
Verlust der Extremitäten während der ganzen Larvenstadiums,
Resorption des Schwanzes.

Palingenetisch dürfte sein:
Atmende Schlundtaschen und
der Schwanz der Quappe, wenn auch nicht gerade in der komprimierten Form des Ruderschwanzes.

Eine Besonderheit liegt wohl in dem starken Aufquellen der Eier, bzw. ihrer Hüllen. Daß sich darin vom Standpunkt der Kolloidchemie ein kräftiger Einbruch in die ursprüngliche Konstitution des Eies ausspricht, wurde ebenfalls erwähnt. Wir wissen aber, wie bereits die Eileiter quellen, wo noch die künftigen Eihüllen den Inhalt der Drüsenzellen bilden. Mit anderen Worten, der Einbruch, der mit der Anpassung an das Wasser zusammenhängt, betrifft nicht nur die Konstitution des abgelegten Eies, sondern die des Muttertieres selbst zum mindesten in seinen Genitalwegen. Hier liegt wohl der Schlüssel für die auffallende Abschwächung der spezifischen Konstitution, welche kein anderes Wirbeltier zu entwicklungsmechanischen Experimenten so geeignet macht, als die Anuren, man braucht nur an Transplantationen, an willkürliche Spaltung und Vermehrung der Extremitäten, an Verlöten zweier Quappen nicht nur von derselben Art oder derselben Gattung, sondern von verschiedenen Gattungen, ja verschiedenen Familien zu denken. Eine derartige Plastizität ist bei jedem anderen Wirbeltier unerhört, für die Erklärung der Tunikatenentstehung aber von höchster Bedeutung. Nehmen wir von den mannigfachen Ontogenien etwa die bekannte des *Hylodes martinicensis*. Sie verläuft ganz auf dem Lande und ganz innerhalb der Eischale. Es entsteht zwar die Quappe, aber ohne Kiemen und Kiemenspalten. Die Atmung erfolgt durch den reich vaskularisierten zurückgeschlagenen Schwanz, sie geschieht durch die Eischale hindurch. Wahrlich, mir scheint zwischen einer solchen Quappe im Ei und der Doliolumlarve ein recht geringer Unterschied zu bestehen; vielleicht liegt die Hauptdifferenz nicht im Embryo, sondern in der Hülle. Sie enthält, wie wir sahen, bei dem Tunikat Zellen, die sich aus der Verquickung von Häutung und Encystieruug herzuleiten schienen, bei Hylodes ist sie nach der allgemeinen Annahme die einfache Eischale, an der schwerlich jemand nach Zellresten gesucht hat. Aber bedeutet die Eischale im Grunde genommen etwas anderes als die Cyste? Ich habe sie wenigstens vor langen Jahren bereits so deuten zu sollen geglaubt (12); und bei dem Frosch kann man ebensogut an eine Cyste denken, die im Larvenstadium gewonnen und dann bis auf das Eileiterei zurückverlegt wurde, worauf wir zurückkommen. Ebenso können die Abweichungen, die den Doliolumembryo vom Frosch-

embryo trennen, Mangel einer gegliederten Skelettanlage, eines ausgebildeten Gefäßsystems u. dgl., aus nachträglichen Anpassungen der erwachsenen Form erklärt werden, die sich in gleicher Weise auf den Embryo übertragen. Auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen, der für die veränderte Lebensweise des ins Seewasser übertragenen Doliolum nicht unwichtig sein dürfte. Die Änderung beruht namentlich, wie wir sahen, auf dem Übergange vom Bissen zur planktonischen Ernährung. Da ist aber die Froschquappe gewissermaßen prädestiniert; sie ist meines Wissens das einzige Wirbeltier, bei dem der Boden der Mundhöhle noch nicht von der Zunge im Interesse der Nahrungsaufnahme beansprucht wurde; denn die Froschzunge ist eine Bildung sui generis vorn an der Unterlippe und kommt erst beim Landleben zur Verwendung. So mochte der glatte Mundhöhlenboden am leichtesten zum Endostyl führen. Die Mundrachenhöhle der Anuren hat aber noch eine Beziehung zu den Tunikaten, einfach durch ihre gewaltige Größe, die wiederum für die Schöpfung des riesigen Kiemensacks der Manteltiere vorbildlich erscheint.

Aus allen diesen Tatsachen würde ich vielleicht bereits den Schluß zu ziehen wagen, daß die Tunikaten aus encystierten Kaulquappen hervorgegangen sind, die im encystierten Zustande unter den Meeresspiegel gerieten.

Ort und Hergang der Submersion.

Auf alle diese Dinge wäre ich schwerlich gekommen, wenn mir nicht von ganz anderer Seite meine Studien den Weg gezeigt hätten, und zwar ebenso vom Protopterus wie von Nacktschnecken aus.

Protopterus, dessen Abstammung von terrestrischen Vorfahren aus bei der Ähnlichkeit seines Respirationsorgans mit der Lunge auch bei den hartnäckigen Zweiflern an der Homologie von Schwimmblase und Lunge nur auf geringen Widerstand stoßen wird, bildet seine Schlammcyste keineswegs überall, sondern nur in Westafrika, namentlich Senegambien, nicht aber in Ostafrika, d. h. nur in der Nachbarschaft der Sahara. Das einzig dastehende Vorkommnis ist also an die stärkste Wüstenbildung der Erde gebunden, von der ich in der Pendulationstheorie folgerte, daß sie, als eine Konsequenz der Stellung der Erde zur Sonne, allzeit die gleiche Lage nördlich der Tropen unter dem Schwingungskreise eingenommen habe, gleichgültig, welche Länder unter diese Lage kamen, der Sudan oder Europas Südhälfte. Betreffend der Pendulationstheorie mag der kurze Hinweis gestattet sein, daß sie inzwischen wesentliche Stützen

erhalten hat. Die augenfälligste beruht wohl auf der Untersuchung Yokoyama's (13) über das Klima Japans während der zweiten Hälfte der Tertiärzeit. Während wir damals aus wärmerem Klima der Eiszeit entgegengingen, kam Japan aus kühlem Klima in subtropisches, während wir Glazialzeit hatten, herrschte in Japan nach Yokoyama's Ausdruck Korallinzeit, d. h. es bildeten sich tropische oder mindestens subtropische Korallenriffe aus, was Yokoyama allein nach der Pendulationstheorie erklären kann.

Sehen wir also, daß die durch die Einwanderung ins Wasser plastisch gewordene Konstitution niederer Wirbeltiere, zum mindesten des Lurchfisches, unter dem maximalen Einfluß des Saharaklimas zur Überwindung der Trockenzeit die wunderliche Cyste abscheidet, so fragt sichs, ob die Cysten, in denen Anurenembryonen, wie der von Hylodes, ihre Entwicklung durchmachten, gleichfalls auf die Sahara zurückgeführt werden können. Die jetzige Verbreitung der so auffälligen Erscheinung kann keinen Schlüssel liefern, denn sie findet sich selbst im ozeanischen Klima von Inseln, wo gleichzeitig andere Batrachier der Regel gemäß ihre Metamorphose im Wasser durchlaufen in allen Übergängen zwischen den Extremen. Diese Reihe aber ist merkwürdig genug. Sie ist ja jedem Biologen bekannt als Beispiel einer Kette von Brutpflege, welche die aquatile Entwicklung aufs Land verlegt: Kaulquappen auf dem Rücken der Mutter angesaugt, in Waben der Rückenhaut, in einer Bruttasche, im Kehlsacke, oder der Laich ganz außerhalb des Wassers entwickelt. Was am meisten betont werden muß, das ist der völlige Mangel jener natürlichsten und verbreitetsten Brutpflege, bei der die Entwicklung in den Eileiter verlegt wird. Wahrlich eine Sonderstellung, wie sie kaum stärker gedacht werden kann[1]).

Die Pendulationstheorie dürfte auch hier Aufschluß geben. Ich habe zu zeigen versucht, daß die Anuren im ganzen und in den einzelnen Sektionen ihren Ursprung vom Schwingungskreis genommen haben. Wir wissen, daß sie sich im Gegensatz zu den örtlich weit beschränkteren Urodelen beinahe den ganzen Erdkreis eroberten. Da ist es denn sehr überraschend, daß alle

[1]) Hier mag es wohl auffallen, daß bei den von Anuren abgeleiteten Tunikaten wieder innere Brutpflege auftritt, bei den Salpen nämlich. Und doch klärt sich dieser scheinbare Einwand leicht auf, denn der Embryo sitzt nicht im Eileiter, sondern in der Kloake. Das entspricht aber der Verwendung der Kloake als Ovipositor bei *Pipa* (s. o.), und Boulengfr fand, daß die Eier vor der Ablage in der Kloake verweilten (9). Also auch diese Eigenheit spricht eher für als gegen Verwandtschaft.

die abnormen Fälle der Entwicklung, bei denen die Quappe nicht ins Wasser geht, sich auf die wärmeren Erdteile und die südliche Hälfte beschränken; ja die Nordgrenze der Erscheinung dürfte die Breitengrade von Senegambien nirgends überschreiten. Als altertümlichste Familie gelten die Aglossen mit den beiden Gattungen *Xenopus* s. *Dactylethra* und *Pipa*. *Xenopus*, der Krallenfrosch, mit dem deutlichsten Rest des auf dem Lande gewonnenen Hautskeletts also, verbringt sein Leben fast ganz im Wasser, ähnlich die „surinamsche Wabenkröte", die, im nördlichen Südamerika verbreitet, die Eier in den Vertiefungen der Rückenhaut austrägt. Von jeher hat man diese Brutpflege als Landanpassung gedeutet; die hochgradige Flucht gerade dieser Tiere ins Wasser wird man nur durch exzessives Trockenklima erklären dürfen, d. h. durch die Sahara. *Xenopus* mit *Hymenochirus* blieb an ihrem Südrande, indem er ins Wasser auswich, *Pipa* ging durch die Wüste hindurch oder an ihrem Rande herum und auf den typischen Bogen nach Westen ausweichend über die Antillen und Trinidad nach Guyana, beides in der polaren Schwankung des Tertiärs, wie denn auch der *Palaeobatrachus* aus dem mittleren Tertiär Europas, das damals südlicher lag als heute, von den Kennern bestimmt zu den Aglossen gestellt wird (3). Hier haben wir ein neues Glied aller jener Formen, welche die alte, von Heer, Neumayr u. a. angegebene und scharf zur Pendulationstheorie passende Brücke benutzt haben, an Stelle der von Ihering angenommenen und von verschiedenen Autoren, u. a. Sarasin, zur Erklärung zoogeographischer Beziehungen noch immer bevorzugten, aber weit unsicherern Verbindung zwischen dem tropischen Afrika und Südbrasilien (14). In demselben Sinne ist die Verbreitung der Hyliden und Cystignathiden zu verstehen, bei welchen wir die verschiedenen Formen der Brutpflege zumeist finden. Beide großen Familien sind im Ost- und Westpolgebiet weithin verbreitet, unter dem Schwingungskreis aber fehlen sie südlich der Sahara, d. h. sie sind erst beim Durchgange durch die Wüste oder an deren Nordrande entstanden. Nach dieser Rechnung steht der Annahme, daß die rein terrestrische Entwicklung am Saharарande erworben sei, kaum ein Hindernis im Wege; alle die Tiere mit auffallender Brutpflege wichen bei der polaren Schwankung der Tertiärzeit, auf welche die heutige Anurenschöpfung im wesentlichen zurückzugehen scheint, nach Ost und West, Südost und Südwest aus[1]).

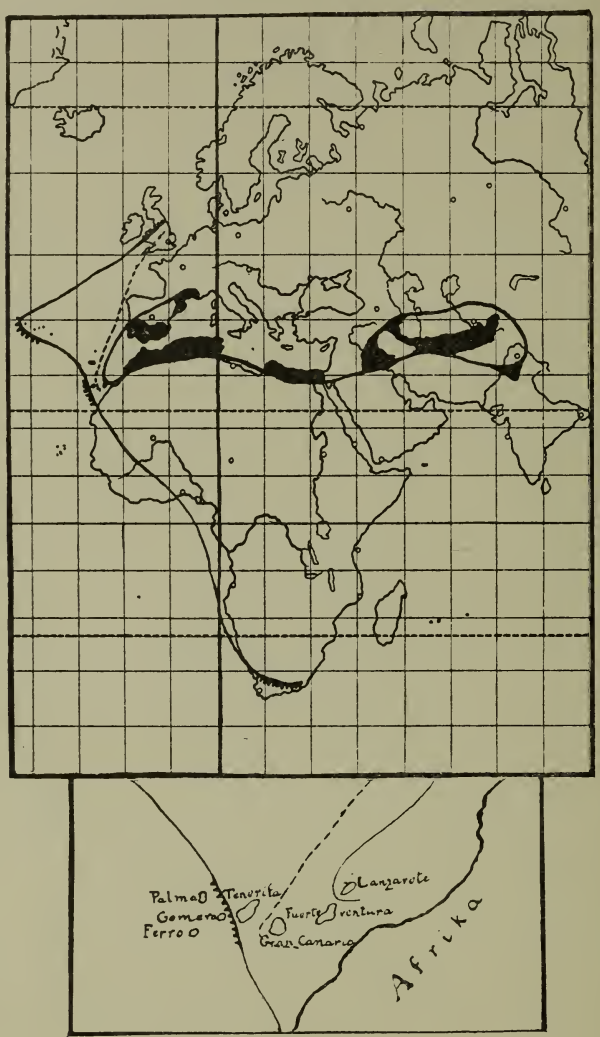
[1]) Zur Stütze solcher Abhängigkeit mag hier darauf hingewiesen werden, daß auch die höchste Form der Brutpflege bei den beiden anderen Ordnungen der Amphibien deutlich unter dem Schwingungskreis erworben wurde; sie ist be-

Nun müßten also die encystierten Quappen am Rande der Sahara unter den Meeresspiegel tauchen, um zu Tunikaten zu werden. Diese Vorstellung stößt zunächst auf gewaltige Schwierigkeiten. Denn wenn man auch die allmähliche Submersion bei äquatorialer Schwingungsphase zugibt, so muß doch diese Anregung viel zu langsam gewesen sein, als daß sie die Quappencysten unter Wasser gebracht hätte. Sie hätte nur die am unmittelbaren Ufersaum betreffen können, und den mieden die Amphibien vermutlich, wiewohl man aus der Paläontologie ebensogut den umgekehrten Schluß ziehen könnte. Man braucht nur an *Chirotherium* zu denken, dessen Fußspuren, auf einen Riesenfrosch deutend, doch nur an sandigem Meeresstrande erhalten sind. Immerhin hat dieser Hinweis wohl seine Bedenken gegenüber der Salzflucht der rezenten Amphibien. Vielmehr dürfte nicht das gleichmäßige langsame Untertauchen in Frage kommen, wie es etwa von der deutschen Nordseeküste angenommen wird, sondern die Zuschärfung dieses Prozesses in einzelnen Katastrophen, wie wir sie aus Erdbebengebieten kennen, man braucht sich nur an die Erschütterungen zu erinnern, die vor einigen Jahren Jamaika betrafen und ganze Küstenstrecken plötzlich unter den Meeresspiegel versenkten.

Den Beweis liefert wieder Afrika selbst am Sahararande, nämlich die Kanaren mit ihrer Nacktschneckenverbreitung (15). Längst schon gelten die Inseln den Geographen und Geologen als abgelöste Teile des benachbarten Kontinents, die Geschichte aber des Abbruchs läßt sich aus der Verbreitung der Nacktschnecken nicht weniger ablesen als aus ihrem geologischen Aufbau. Von Nacktschnecken sind hier zwei Gattungen maßgebend, *Testacella* und *Parmacella*, weil sie sich mit aller wünschenswerten Schärfe in ihren Einzelheiten beurteilen lassen. Beide tauchen im Tertiär bei uns unter dem Schwingungskreis auf, *Parmacella* in baltischem Bernstein, *Testacella* auf der Rheinlinie; sie sind wohl auch durch die Eiszeit aus unserem Vaterlande verdrängt. Die gegenwärtige Verbreitung ist noch ebenso maßgebend. *Parmacella* ist an kontinen-

kanntlich als Viviparität ausgeprägt. Die viviparen Urodelen liegen scharf unter dem Schwingungskreis, nämlich *Salamandra maculosa*, *S. atra* und *Spelerpes fuscus*. Von den *Apoda* sind es zwei, *Dermophis thomensis* von Westafrika und *Typhlonectes compressicauda* von Guyana und Venezuela. Die erstere ist unter dem Schwingungskreis geblieben, die zweite, die von den Systematikern als ihre nächste Verwandte betrachtet wird, ist nach Westen ausgewichen und hat das amerikanische Festland auf der Heer-Neumayr'schen Brücke, die über Trinidad ging, betreten; eine andere, südlichere Straße über Brasilien erscheint völlig ausgeschlossen.

tales Klima gebunden, daher reicht sie jetzt von den Kanaren bis Nordwestindien; von den Kanaren bewohnt sie aber lediglich Lanza-



Figur 11.

Verbreitung von *Parmacella* und *Testacella* an der Westgrenze ihres Gebietes. Unten die Kanaren in geringerer Verkleinerung.

rote, die nächste am Festland, trocken und waldarm, wie die Gattung im Kaukasus den feuchten, waldreichen Westen meidet und erst

mit den Steppen auf der Ostseite einsetzt, um von hier bis Turkestan und Afghanistan vorzudringen. *Testacella* verhält sich umgekehrt, sie braucht das ozeanische Klima Westeuropas, und das Eindringen in den Boden ist ursächlich ebenso auf die Verfolgung der Regenwürmer zu setzen, als auf das Feuchtigkeitsbedürfnis. Die Verbreitung erstreckt sich demgemäß von Oberitalien bis England, Azoren, Madeira, Kanaren, Nordwestafrika und nach neuen Feststellungen bis zum Kapland. Nun hat Plate mit Recht auf das phylogenetische Verhältnis der Arten hingewiesen, wie es sich ebenso aus der Anatomie wie äußerlich aus der Schalengröße ergibt. *T. Maugei* ist die ursprüngliche Form, sie hat die größte Schale, etwa von der halben Länge der kontrahierten Schnecke. Das Gegenstück ist *T. Gestroi* mit der kleinsten Schale, mithin die jüngste Spezies. Zwischen beide stellt sich von verbreiteteren Arten u. a. *T. haliotidea.* Und nun die Verbreitung! *T. Gestroi* lebt streng unter dem Schwingungskreis, wo die Umformung während der polaren Tertiärschwankung sich vollzog, auf Sardinien. *T. Maugei*, die älteste, ist umgekehrt am weitesten ausgewichen, sie reicht bis England, Azoren, Madeira, auf den Kanaren bis Teneriffa, südlich bis zum Kap. *T. haliotidea* nimmt die mittlere Lage ein, ihre Westgrenze reicht von England und Frankreich nach Südwesten bis Gran Canaria. Auf den Kanaren also schieben sich die Grenzen eng zusammen in ganz bestimmter Reihenfolge: *Parmacella* bis Lanzarote, *T. haliotidea* bis Gran Canaria, *T. Maugei* bis Teneriffa. Die gleiche Reihenfolge halten aber die Inseln ein in bezug auf ihre Höhe und ihr geologisches Alter, Teneriffa ist am höchsten und ältesten, Lanzarote am niedrigsten und jüngsten. Die Lostrennung der Uferstreifen erfolgte jedesmal, nachdem die Schnecken nacheinander die Küste erreicht hatten. Wir sehen mithin ganz deutlich, wie das Untertauchen, das zur Inselbildung führte, nicht gleichmäßig geschah, sondern ruckweise und katastrophal, jedesmal noch dazu von tiefen Brüchen begleitet, welche vulkanisches Magma emporquellen ließen, wie denn die Höhe der Inseln der Dauer der vulkanischen Erscheinungen proportional ist. Ein derartiges Abbrechen aber mußte jedesmal einen breiten Festlandsrand unter den Meeresspiegel bringen mit allem, was von Lebewesen darauf sich vorfand. Hier vollzog sich meiner Rechnung nach das Untertauchen der encystierten Anurenlarven und die Umwandlung zu Tunikaten. Die große Masse mochte umkommen, was aber die Katastrophe überstand, mochte zu Appendicularien oder Doliolen werden usw. Selbstverständlich hat man nicht auf drei große Katastrophen sich

zu beschränken, den drei Hauptinseln entsprechend, sondern auf zahllose kleinere, die nur in den drei Hauptbrüchen ihre maximale Steigerung fanden. Die Hauptbrüche entsprechen vermutlich den sekundären Polschwankungen, wie sie in den Alpen als drei Glazialperioden, an der Ostsee als Yoldia-, Ancylus- und Litorinastufe ihren Ausdruck erhielten.

Noch mag man hier einwerfen, daß die Tunikaten mit ihrer Beherrschung aller Meere nach horizontaler und vertikaler Verbreitung unmöglich erst im Tertiär am Saharaarande entstanden sein können. Aber selbst dieser Einwand läßt sich durch Tatsachen zurückweisen. Wir wissen, daß die vulkanische Tätigkeit, zum mindesten in unserem Quadranten, im Paläozoicum und Tertiär sehr rege war, im Mesozocium dagegen ebenso zurücktrat wie in der Gegenwart. Da ist es nun auffällig genug, daß die jungen Laven der Kanaren auf einer Basis von Diorit ruhen (16), d. h. auf einem vulkanischen Material, das man den paläozoischen Ausbrüchen zurechnet. Bei aller Unsicherheit im einzelnen wird man annehmen dürfen, daß sich in der paläozoischen Periode an der gleichen Stelle bereits ähnliche Vorgänge abspielten wie im Tertiär. Ob wir die Berechtigung haben, mit solchen ebenso bestimmt zu kalkulieren für den tierischen Stammbaum, bleibt natürlich ebenso unsicher, wie sich hier die Dokumente des Wirbeltierstammes allmählich verlieren und unleserlich werden. Das darf uns schwerlich abhalten, für die Spekulation an Tatsachen zusammenzubringen, so viel nur irgend möglich. Und so mag hier noch auf den Entstehungsort von *Protopterus* hingewiesen werden, wie er nachweislich unter den Schwingungskreis in Afrika fällt, so daß auch diese Schöpfung, die für meine Deduktionen so bedeutungsvoll ist, sich auf demselben Schauplatz abgespielt hat, wo die Steigerung zur Encystierung sich vollzog. Stromer weist (in der Festschrift für R. Hertwig) im Unteroligocän von Ägypten Zähne von drei *Protopterus*-Arten nach, von denen eine dem rezenten *Pr. annectens* nahesteht, außerdem aber auch von einer Spezies von Lepidosiren, so daß auch die südamerikanische Form auf Afrika zurückgeht. Daß *Ceratodus* s. *Neoceratodus* von Australien seinen Namen nach einer paläozoischen Form von Europa erhielt, ist bekannt; kurz, die Dipnoer lassen sich nunmehr sämtlich auf den Schwingungskreis zurückführen in unserem Quadranten.

Übersicht.

Die Ableitung der Tunikaten von den Wirbeltieren braucht nicht mehr mit allgemeinen morphologischen Vergleichen und mit

unsicheren Vorfahren und Vorgängen zu rechnen, sondern es lassen sich bestimmte Anhaltspunkte für die Vertebratenstammformen sowohl als für Ursache und Hergang der Umgestaltung finden. Als älteste Tetrapoden haben die *Anamnia* zu gelten, und da können als terrestrische nur die Amphibien in Betracht kommen. Schon die um drei geringere Wirbelzahl, die den Amnioten gegenüber in den Schädel eingeht, bezeugt die primitivere Stufe. Unter den Amphibien machten frühzeitig die Anuren den energischsten Vorstoß, sich des Landes nach allen Richtungen zu bemächtigen durch Sprung, Klettern und Kletternsprung. Anatomische Merkmale, welche durch die Umwandlung bedingt wurden, sind die Verkürzung des Rumpfes gegenüber dem großen Maul, und die Resorption der hinteren Stammhälfte oder des Schwanzes. Altertümliche Züge liegen im zungenlosen Mundboden und in der umfangreichen Kloake, die als Ovipositor aus- und entsprechend einstülpbar ist.

Die ältesten Tetrapoden in dem breiten Sinne, den die Paläontologie den Amphibien zuerkennt, werden durch polare Schwankungen der Erde, vermutlich im Palaeozoicum, aus feuchtwarmen Tropen herausgehoben, am stärksten unter dem Schwingungskreis. Sie weichen nach allgemeinem Gesetz der Trocknis und den Temperaturschwankungen aus durch Flucht ins Wasser (oder z. T. in den Erdboden). Die Flucht betraf bald die Alten, zeitweilig oder schließlich während des ganzen Lebens, bald die zu energischer Lokomotion unfähigen Eier und Jungen. Zeitlebens ins Wasser wanderten die Dipnoer und die perennibranchiaten Urodelen; bei den letzteren vollzieht sich der Hergang noch fortdauernd in der Neotenie. Die Umwandlung spricht sich am stärksten aus in der Erwerbung von Kiemen, in dem Durchbruch der Kiemenspalten und in der Reduktion der Extremitäten, die etwa bei Proteus und Typhlotriton beginnt. Die Flucht der Jungen ins Wasser kann ersetzt werden durch Zurückbleiben der Eier in den Eileitern, durch Viviparität also. Sie beschränkt sich auf die geschwänzten Formen, welche mehr in der direkten aufsteigenden Linie der Vertebraten bleiben, auf die Urodelen und Coecilien; sie fällt aber durchweg aus bei den Anuren, die in ihrer energischen Umwandlung zu Beherrschern des Landes in horizontaler sowohl wie vertikaler Ausdehnung zuerst ihren eignen Weg gingen. Bei ihnen vollzog sich die Entwicklung zunächst direkt ohne Metamorphose, wie es noch jetzt im Ostpolgebiet mit seiner höchsten Konservierung altertümlicher Lebensformen vorkommt und wie wir's ebenfalls in Schwingpolnähe bei *Hylodes* finden. Der Embryo, auf dem Lande entwickelt,

unterscheidet sich vom fertigen Tier durch den Mangel der Extremitäten und durch den langen, gefäßreichen, über den Rumpf zurückgeschlagenen Schwanz, der zur Respiration dient, von der Quappe aber durch den Mangel von Kiemen und Kiemenspalten. Die Entscheidung, ob — der gewöhnlichen Anschauung gemäß — eine im Wasser lebende Kaulquappe vorhergegangen ist, deren spezifische, namentlich die Atmung betreffende Merkmale bereits wieder in Verlust gerieten, ist schwer. Das Einfachste und Nächstliegende ist jedenfalls, von direkter Entwicklung zu reden, mit einiger Verspätung der Extremitätenanlage, wenigstens den Embryonen der Amnioten gegenüber. Doch ist nicht einmal diese letztere Feststellung notwendig; vielmehr kann das längere Stadium der Fußlosigkeit wohl ebensogut auf die wurmartigen Vorfahren bezogen werden.

Geographisch hängt solche Fortpflanzung im Lichte der Pendulationstheorie mit dem Rande der Sahara zusammen, wie denn die Schöpfung im wesentlichen mit einem Stamm tropischer Vorfahren zu rechnen hat, die mechanisch aus den Tropen verschoben werden. Für die Amphibien ist es völlig bezeichnend, daß die älteste lebende Gruppe, die *Apoda*, auf die Tropen beschränkt bleibt. Alle die merkwürdigen Formen der Brutpflege, die sich biologisch an die Entwicklung von *Hylodes* angliedern, gehen nordwärts nirgends über die Breite der Sahara hinaus, und die scharfe Einstellung bei weitem der meisten Anuren, ja der Amphibien überhaupt, nach der Pendulation zwingt dazu, die Umwandlungen im einzelnen vom Schwingungskreis abzuleiten, so gut wie sich bei den Urodelen die Entstehung der Perennibranchiaten und der Viviparität mit rechnerischer Schärfe vom Schwingungskreis herleitet. Mit anderen Worten, die Einwanderung der Larven ins Wasser ist eine Folge des Trockenklimas. Aber bei den ins Wasser entwichenen und ganz im Wasser lebenden verwandten altertümlichen Formen, den Dipnoern, hat der Einfluß der Wüste, der die Gewässer nur in der Regenzeit bestehen läßt, noch eine zweite Wirkung, die Abscheidung einer Cyste, die wahrscheinlich mit einer Häutung verbunden ist. Denn die Cyste ist nicht kontinuierlich, sondern vertieft sich zu einem Rohr, das in den Mund führt, bei *Protopterus*.

Wir dürfen sonach mit zweierlei Cystenzuständen alter Amphibien rechnen, der eine ist die Cyste des *Protopterus*, der andere der Anurenembryo in der Eischale.

Diese Ruheformen werden nun am Wüstenrande unter den Meeresspiegel untergetaucht, ohne daß die Tiere sich vom Ufer

zurückziehen; denn bei entsprechenden Schwankungen der Erdachse kommt der Festlandssaum nicht allmählich und langsam unter das Meeresniveau, sondern der Hergang erfolgt mit fortdauernden Erschütterungen, die jeweilig breite Ränder abbrechen lassen, bis periodisch sich die Katastrophen steigern zu gewaltigen, mit vulkanischen Ausbrüchen verbundenen Brüchen. Die Kanaren liefern den Beweis für die Einzelheiten.

Das Erwachen im Meerwasser hat für die, welche den gewaltsamen Prozeß überstehen, die tiefgreifendsten morphologischen Umwandlungen zur Folge. Die Formen, welche nach Art des *Protopterus* encystiert sind, werden zu Appendicularien. Sie verlassen ihre Cyste nicht, lassen sie vielmehr allmählich zum Gehäuse aufquellen. Sie behalten ihre Lage, indem sie mit dem Maule an dem ausgezogenen Rohr festhaften. Der zurückgeschlagene Ruderschwanz behält als Lokomotionsorgan allein seine Muskulatur. Die in ihrer elastischen Eihülle eingeschlossenen Embryonen suchen sich zu befreien und strecken sich zunächst innerhalb der Hülle. Durch die gewaltsamen Anstrengungen wird die vordere, in der zusammengekrümmten Lage nach vorn gerichtete Schwanzhälfte gezwungen, eine Schleife zu bilden. Ihr Mesoderm wird durch den Druck von seiner histologischen Differenzierung auf die Stufe indifferenten Bildungsgewebes herabgedrückt und gewinnt damit die Plastizität, aus den einzelnen Zellen auf ungeschlechtlichem Wege neue Individuen zu erzeugen. Wir erhalten die Doliolumamme mit dem charakteristischen, eine Schleife beschreibenden Stolo prolifer. Die hintere Schwanzhälfte wird resorbiert, wie bei den Anurenvorfahren. Der Leib übernimmt die Lokomotion, indem sich eine Anzahl Muskelreifen ausbilden, die vermutlich noch die ursprüngliche Zahl der Metamere oder doch einen Teil davon wiederholen.

Für das übrige kommen etwa folgende Punkte zur Geltung:

Die Ernährung erfolgt durch Mikro- oder Nannoplankton, wie zum Teil bereits bei der Quappe. Der zungenlose Boden der Mundhöhle übernimmt die Zuleitung und wird zum Endostyl.

Der Mangel freier Lokomotion zur Erlangung von Beute führt zu Reduktion der Sinne und des Hirns. Am konstantesten bleibt die Statocyste erhalten. Sie wie das Auge sind vielfach einseitig asymmetrisch angelegt, als Folge des über den Kopf geschlagenen Schwanzes, der die Sinneswerkzeuge einseitig ganz oder doch einseitig stärker zudeckt.

Die schon bei den Anuren anfangs große Kloake wächst zum Peribranchialraum aus, in den die Aussackungen des Munddarms

durchbrechen. Die Verbindung des Enddarms mit dem linken Kloakenzipfel geht vielleicht auf die linksseitige Lage des Spiraculums vieler Anurenquappen zurück.

Zum mindesten ist die Tendenz zur Asymmetrie wohl die gleiche, ähnlich wie Rechtshändigkeit uralt und nicht erst vom Menschen erworben zu sein scheint. Mir ist keine Untersuchung bekannt, die sich mit der Frage beschäftigt hätte, ob die Schwanzkrümmung bei *Protopterus* und dem Amphibienembryo im gleichen Sinne erfolgt[1]). Auf die Frage, warum die Kiemenspalten nicht nach außen durchbrechen, kommen wir gleich zurück.

Am besten bleibt die Gliederung des Hirns und die Anlage der beiden typischen Wirbeltieraugen in der Entwicklung der Salpen erhalten, vermutlich weil hier der Embryo in der Mutter ausgetragen wird, bezeichnenderweise in einem Kloakenraum, wie schon bei *Pipa* die Eier zunächst in der Kloake verweilen.

Es ist wohl anzunehmen, daß auch die Salpen und die übrigen, hier nicht behandelten Formen von Anurenquappen sich herleiten. Ich bin mit dem Materiale nicht hinreichend vertraut, um darüber ein Urteil zu gewinnen, inwieweit die Tunikatengruppen auseinander oder einzeln von Amphibien aus abzuleiten sind. Die Vermutung liegt nahe, daß die verschiedene Art der Anurenbrutpflege auch zu verschiedenen marinen Stämmen Anlaß gab. Von Cysten kenne ich allerdings weiter keine, als die in der Ontogenie zurückdatierte Eischale und die, für welche *Protopterus* das Paradigma ist.

Wesentlich scheint, daß die Cyste nicht verloren geht, sondern, soweit sie noch Zellen enthält und auf Häutung zurückgeht, nachträglich im Seewasser wieder belebt wird und mit der Haut zum Mantel verschmilzt. Die Testazellen des Embryos bedeuten den ersten auf das Ei zurückdatierten Häutungsprozeß.

In der Erwerbung des Mantels scheint auch der Grund zu liegen, warum die Schlundtaschen nicht nach außen durchbrechen wie bei den Amphibienlarven und Fischen, sondern in die Kloake. Die anfangs aus- und einstülpbare Kloake füllt sich mit reinem Seewasser, während der Mantel nur das durch den Darm und Körper filtrierte, also abgeänderte und vermutlich seines Sauerstoffes beraubte Seewasser enthält. Hier macht sich also ein chemotaktisches Element geltend, welches die beiden Räume, die reines Seewasser enthalten, die Mundhöhle und die Kloake, in Verbindung

[1]) Wieweit Rechtshändigkeit im Tierreich zurückgeht, dafür mag die Auster ein Beispiel abgeben. Die noch symmetrische Velumlarve setzt sich der Regel nach mit der linken Schale fest und behält die rechte frei. Davon ein andermal.

setzt. Denn es muß festgehalten werden, daß die Tiere vom Lande stammen und noch, nach Art des *Hylodes*-Embryos, der äußeren Kiemen entbehrten. *Protopterus* kann nur als Paradigma für die Cystenbildung gelten, nicht aber in seiner ausgebildeten Form als direkter Vorfahre, wofür er ja auch geologisch viel zu jung ist.

Noch mag betont werden, daß die eigentümlich scharfe Beschränkung der Tunikaten auf das Meer gegenüber dem binnenländischen, terrestrischen und potamophilen Charakter der Amphibien durch die vorgetragene Theorie ihre hinreichende Erklärung findet. Daß die Amphibien nicht so strenge Verächter des Salzwassers sind, wie man gemeiniglich wohl annimmt, geht aus Sempfr's Feststellung hervor, wonach die Frösche an der Ostseeküste (nebenbei unter dem Schwingungskreis) noch in Wasser mit 1 % Kochsalz laichen (17).

Schließlich möchte noch der Hinweis am Platze sein, daß die vorliegende Theorie eine Anzahl Probleme aufrollt, die wohl experimentell-biologischer Untersuchung zugänglich sind. Doch sind sie offenbar zu weitschichtig und verlangen ein viel zu weit über die Tropenwelt verstreutes Material, als daß der einzelne sich an ihre Lösung heranwagen könnte.

Zitierte Schriften.

1. Simroth, Über die Bedeutung des Kopfes für das System. Verhandlungen des VIII. internat. Zool. Kongr. Graz 1910. 1912.
2. Discussion of the origin of Vertebrates. Proc. Linn. Soc. London 122. 1909/10.
3. Jaekel, Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. 1911.
4. Cambridge Natural History VII. Herdman, Ascidians und Amphioxus. — Bridge. Fishes.
5. Simroth, Gastropodenlaiche und Gastropodenlarven der deutschen Tiefsee-Expedition. Ergebn. d. d. Tiefsee-Exped. IX, 1911.
6. Uljanin, Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel und den angrenzenden Meeresabschnitten. Fauna und Flora Neapel. X, 1884.
7. Korschelt und Heider, Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen.
8. Simroth, Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens Sars. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII.
9. Cambridge Natural History VIII. Gadow, Amphibians and Reptiles.
10. Gaupp, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkte der Schädelmorphologie aus erörtert. Verhandlungen des VIII. internat. Zool. Kongr. Graz 1910. 1912.
11. Simroth, Die Pendulationstheorie. 1907.
12. —, Die Entstehung der Landtiere. Ein biologischer Versuch. 1891.
13. Yokoyama, Climatic Changes in Japan since the Pliocene Epoch. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokyo. XXII, 1911.
14. Sarasin, Fr., Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon. Zool. Jahrb. Suppl. 12. 1910.

15. Simroth, Über einige von Herrn Professor W. May auf der Kanareninsel Gomera gesammelte Nacktschnecken, ein Beitrag zur Geschichte der Kanaren. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges. 1912.
16. May, W., Gomera, die Waldinsel der Kanaren. Reisetagebuch eines Zoologen. Verhandlungen naturw. Ver. Karlsruhe. XXIV, 1912.
17. Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere.

Zweite Sitzung.

Dienstag, den 28. Mai, 3—5 Uhr.

Vorträge.

Herr Dr. Julius Schaxel (Jena):

Zur Analysis des Spiraltypus der Annelidenfurchung bei normalem und abnormem Verlauf.

Die klassischen Untersuchungen von Wilson über die Entwicklung von *Nereis* und von Eisig über die von *Capitella* haben gelehrt, daß die Furchung der polychäten Anneliden eine ausgesprochen determinative ist, d. h. daß die Teilungen des Eies in bestimmter Weise mit großer Präzision aufeinander folgen. Die Arbeiten von Mead, Child, Treadwell und anderen zeigen, daß unter den verschiedensten Formen eine weitgehende Übereinstimmung in der frühen Entwicklung hinsichtlich der Blastomerenfolge herrscht. Erst auf späteren Stadien treten Unterschiede zutage, die mit der Verkürzung von Larvenstadien im Zusammenhang stehen mögen.

Den Teilungsmodus der Annelidenfurchung pflegt man bekanntlich als Spiraltypus zu bezeichnen. Seine Eigentümlichkeiten treten äußerlich zum erstenmal beim Übergang des 4- in das 8-Stadium deutlich zutage. Es kommt dabei der obere Zellenkranz nicht senkrecht über den unteren zu liegen, sondern die schiefe Sonderungsrichtung bringt es mit sich, daß die oberen Zellen über die Grenzen der unteren abgelagert werden. Da die seitliche Verschiebung im Sinne des Uhrzeigers erfolgt, so spricht man von einem rechtswendigen oder dexiotropen Teilungsschritt. Der nächste Teilungsschritt geht in der entgegengesetzten Richtung vor sich. Er ist linkswendig oder laeotrop. Die sich anschließenden Teilungen zeigen, sofern noch eine zeitliche Übereinstimmung besteht, das weitere Abwechseln dexiotroper und laeotroper Zelltrennungen. Man beschreibt daher die Erscheinung durch die Alternanzregel, die das regelmäßige Abwechseln dexiotroper und laeotroper Teilungen zum

Ausdruck bringt, und ergänzt sie durch die Perpendikularitätsregel, die besagt, daß die Spindel bei jeder Teilung senkrecht zu der Richtung steht, die die Spindel der vorhergegangenen Teilung einhielt. Diese Regeln erläutern nur ein ideales Schema, das die Eigentümlichkeiten der beobachteten Vorgänge unberücksichtigt läßt. Eine tiefere Einsicht in die Wirkungsweisen der Spiralfurchung geben sie nicht.

Im Rahmen von Untersuchungen über die Intrazellularprozesse bei der Formbildung der Metazoen[1]) zog ich auch die Geschlechtszellenbildung und Entwicklung der polychäten Annelide *Aricia foetida* Clap. in den Kreis meiner Betrachtungen. Dabei ergab sich einiges über die Spiralfurchung, worauf ich im folgenden eingehen will. Die Beschränkung auf eine Entwicklungsphase eines einzigen Objekts macht es zur Pflicht, sich in den Schlüssen vom Beobachteten nicht zu weit zu entfernen. Ich verzichte daher hier auf eine Besprechung dessen, was anderweitig über unserem naheliegende Gegenstände in Übereinstimmung oder Widerspruch geäußert wurde. Es kommt nur darauf an, den komplexen Vorgang der Spiralfurchung als Kombination einfacherer, wenn auch bei weitem nicht einfachster Wirkungsweisen verständlich zu machen.

Wir beginnen mit der Eibildung, gehen aber nur auf solche Vorgänge näher ein, die sich auf die folgenden Entwicklungsprozesse, namentlich auf die Furchung beziehen. In der jungen Oocyte wird nach Abschluß der intrachromatischen Prozesse, die wir wie die zahlenmäßigen Chromosomenfragen überhaupt außer Betracht lassen, Chromatin angereichert. Daraufhin erfolgt eine Chromatinemission in den aus morphologisch einfachem Plasma bestehenden Zelleib. Die Dotterbildung setzt alsbald ein. Sie geht im ganzen Zelleib vor sich, der sich stark ausdehnt und von dessen Chromatin eine dem Dotter proportionale Menge erschöpft wird, während der Rest als intervitteline Verdichtungen erhalten bleibt. Für unsere Betrachtung von Wichtigkeit ist die differente Größe der einzelnen Dotterstücke und die Verteilung des Dotters im Zelleib. Indem der Dotter an seiner Bildungsstätte verbleibt, hat

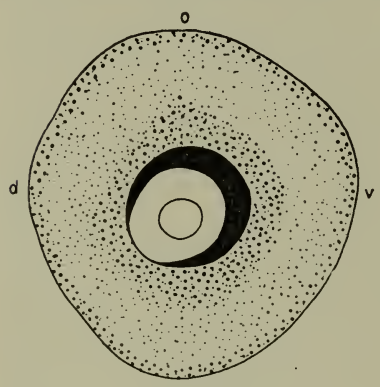
[1]) In meinem Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge (Erster Teil: Die Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von *Aricia foetida* Clap. in Zool. Jahrb., Bd. 34, Abt. f. Anat. 1912) wird auch auf das hier Dargelegte an der Hand zahlreicher Abbildungen ausführlich eingegangen. Beim Vortrag demonstrierte ich Lichtbilder; während hier nur schematisch vereinfachte Figuren geboten werden können. Der Bericht über die experimentellen Eingriffe in den Furchungsverlauf wird als zweiter Teil der Analysis in den Zool. Jahrb. erscheinen.

er bei erreichter Vorreife (also vor Auflösung des Keimbläschens) folgende konzentrische Schichtung um den Kern:

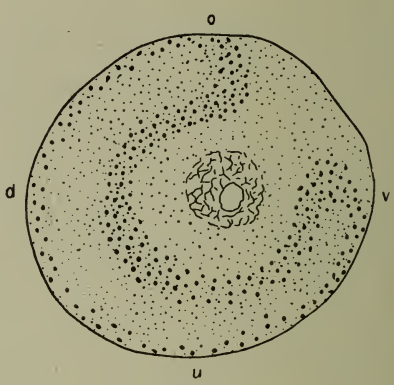
dichter grober Dotter,
lockerer feiner Dotter,
lockerer grober Dotter,
dotterfreie Oberflächenschicht.

Die noch im Mutterleib befindliche Oocyte hat eine von den Druckverhältnissen der Umgebung bedingte Gestalt. Ihr Zelleibinhalt weist aber, wie gesagt, eine in allen Radien gleichartige Schichtung auf.

Die Vorgänge im Kern, der nach der Emission keine als Substanzabgabe morphologisch nachweisbaren Beziehungen zum Zelleib zeigt, übergehen wir, bis sich mit Einsetzen der Chromosomenrekonstruktion folgende auffällige Erscheinung bemerkbar macht. Es verdichtet sich ein Teil des Kerninhalts in einer einseitigen Randschicht, die um den übrigen Kern eine Kalotte bildet. Bei maximaler Ausdehnung nimmt diese Außenschicht in ihrer



Figur 1.



Figur 2.

Hauptmasse den dem Nucleolus opponierten Kernteil ein, während ihre Ausläufer fast unter der ganzen Kernoberfläche sich ausdehnen. Mit dieser asymmetrischen Bildung wird eine Polarität von dauernder Bedeutung sichtbar, die zunächst auf den Kern beschränkt ist, da der Zelleib ja inzwischen die geschilderte, in allen Radien gleiche Schichtung erreicht hat (Fig. 1).

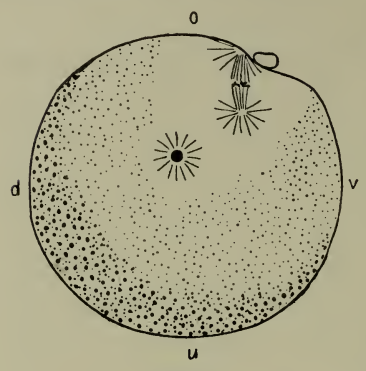
An der breitesten Stelle der Kernaußenschicht sondert sich ein Plasma von faserigem Bau. Die Kernmembran verschwindet und die Außenschicht verliert mehr und mehr an Masse. Mit dem alsbald abströmenden Kernsaft kommt Bewegung in den ganzen Zelleib. Zunächst wird der kernnahe, dichte grobe Dotter im

Bereich der ersten Membranauflösungsstelle gelockert und nach der entgegengesetzten Seite abgeschoben. Fig. 2 stellt eine Phase dieses Vorgangs im Schnittbild dar. Mit der Auflösung der ganzen Kernmembram weichen die Zelleibeinlagerungen allseitig in radiärer Richtung zurück und erfahren infolge Freiwerdens des bisher vom Kern eingenommenen Zellteils eine weniger dichte Lagerung. Diese Vorgänge finden unmittelbar nach der künstlichen Entnahme vorreifer Eier aus dem Muttertier oder während der natürlichen Ablage statt. Gleichzeitig erfolgt die Abkugelung der Zelle. In demjenigen Zellteil, in dem die Membranauflösung begonnen hat (der also zuerst durch die Kernaußenschicht gekennzeichnet ist), erscheint die Teilungsspindel zur Abgabe des ersten Richtungskörpers, nähert sich unter Verkürzung der Kernoberfläche und verharrt auf dem Stadium der Anaphase bis zur Besamung oder Einleitung der Zwangsparthenogenesis.

Bevor wir mit der Betrachtung der Entwicklungsvorgänge beginnen, ist es unerläßlich, für das Ei und die Furchungsstadien eine bestimmte Orientierung festzulegen. Wir nehmen sie nach der Trochophora und dem Wurmkörper vor. Vom Scheitel der Trochophora zu ihrem After verläuft die Längsachse, die mit der des Wurmkörpers zusammenfällt. Wir bezeichnen weiterhin das Scheitelfeld kurz mit oben (*o*), das Afterfeld mit unten (*u*). Die Mundseite der Trochophora nennen wir die ventrale (*v*), die Gegenseite die dorsale (*d*). Die Flanken ergeben sich dann von selbst als rechte (*r*) und linke (*l*). Legen wir durch die idealen Mittelpunkte der genannten Felder die entsprechenden Achsen und durch diese Ebenen, so wird die gleich dem Ei kugelig gedachte Trochophora in acht Stücke zerlegt. Jeder solche Oktant ist dann mit drei Buchstaben sicher zu kennzeichnen, z. B. mit *ovr* der obere ventrale auf der rechten Seite. Die Indices an den Figuren beziehen sich auf diese Orientierung. Wenn wir nun in diesem Schema die vorreife Oocyte nach Bildung der Kernaußenschicht so einordnen, daß deren Hauptmasse in den *ovr*-Oktanten zu liegen kommt, also auch in diesem die Richtungskörperbildung eingeleitet wird, so brauchen wir nur der Entwicklung ihren Lauf zu lassen, um schließlich die Larvenbestandteile an der ihnen im Schema entsprechenden Stelle zu finden.

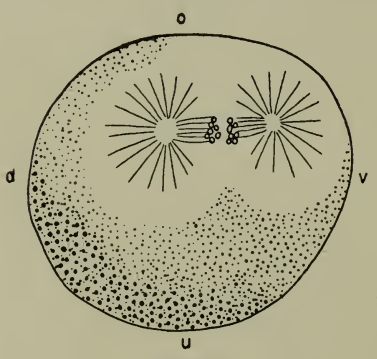
Bei der normalen Befruchtung dringt ein Spermatozoon in die obere dorsale Partie der Oocyte ein. Ihr bisher in der Anaphase verharrender Teilungskern vollzieht nun rasch die Bildung des ersten Richtungskörpers. Der zweite Richtungskörper wird dorsal-

wärts von dem ersten abgegeben (Fig. 3). Von dem Spermatozoon gelangt nur Kern und Mittelstück ins Eiinnere. Vom plasmatischen Mittelstück des Spermiums nimmt die Umbildung des Ooplasmas zur Teilungsstruktur ihren Ausgang, während die beiden Vorkerne sich aneinander lagern, um gemeinsam doch ohne Chromosomenmischung die erste Furchungsteilung einzugehen.

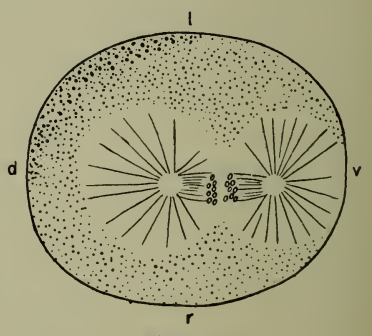


Figur 3.

Es ist von großer Wichtigkeit, die Inhaltsanordnung der Substanzen in der furchungsbereiten Eizelle genau festzustellen. Die Substanzumlagerungen beim Abschluß der Eireifung sahen wir dahin führen, daß die zum Furchungskern vereinigten Vorkerne in einem dotterarmen Bezirk im oberen ventralen Oktanten der rechten Seite (*ovr*) sich befinden. Diese Plasmamasse hat die Gestalt eines Ellipsoids mit der längeren Achse in der Richtung *dv*. Der dichte grobe, ursprünglich kernnahe Dotter ist dagegen in den Gegenoktanten (*udl*) zuliegen gekommen. An drei Schnittbildern läßt sich die eigentümliche Lage der Zellpartie, von der die Teilungsprozesse ihren Ausgang nehmen, deutlich demonstrieren.



Figur 4.

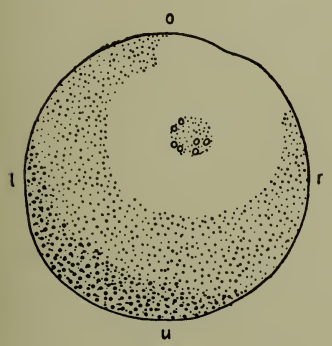


Figur 5.

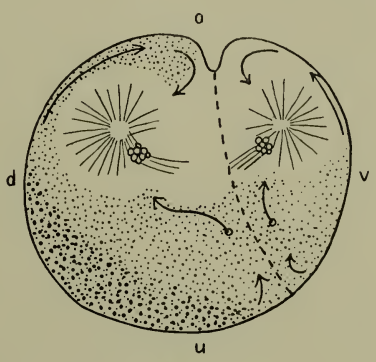
Wir schneiden sagittal (Fig. 4) und transversal (Fig. 5) durch die Pole der anaphasischen Spindel und frontal (Fig. 6) durch die Äquatorialplatte derselben Spindel. Eine Betrachtung dieser Schnittbilder lehrt die dreifache Exzentrizität des Teilungsbezirks (in der Richtung *dv* nach *v*, in der Richtung *rl* nach *r*, in der Richtung

ou nach *o* verlagert), seine Ausdehnung in der Richtung *dv* und das Verhalten der übrigen Zellgebiete: ventral rechts oben schickt sich der Kern in der dotterarmen Plasmamasse zur Teilung an, während der dichte grobe Dotter im diametral entgegengesetzten Zellteil unbewegt verharrt.

In der Telophase der Kernteilung rücken die Sphären samt den Chromosomen auseinander, CD in dorsaler, AB in ventraler Richtung und beide nach oben. Die Betrachtung des Zellinnern lehrt, daß Substanzumlagerungen dabei vor sich gehen, die für uns durch den Transport der Plasmaeinlagerungen, namentlich des Dotters, sichtbar werden. Um die im *ovr*-Oktanten sich einsenkende Furche findet in dem dotterfreien Plasmamantel ein allseitiges Zuströmen,



Figur 6.



Figur 7.

etwas tiefer (eben mit dem Einsinken der Furche) ein Zurückweichen der Massen gegen die Sphären statt. Mit dem Fortschreiten der Teilung kommen die zuführenden Ströme mehr aus dem Zellinnern, um in derselben Weise gegen die Sphären zurückzuweichen. Bei der Ausdehnung der Ringfurche um den ganzen Zellumfang wiederholen sich die zuerst genannten Prozesse. Dabei ist zu beachten, daß sich die Umlagerungen des Zellinhalts auf das vorhin charakterisierte exzentrische Teilungsgebiet beschränken und die anderen Zellregionen um so weniger davon berührt werden, je weiter sie entfernt liegen. In den Sagittalschnitt durch die telophasische Spindel der Fig. 7 sind die hauptsächlichsten Strömungsrichtungen des Plasmas eingezeichnet, wie sie sich aus dem Vergleich früherer und späterer Stadien ergeben.

Das Resultat der Teilung und inneren Umlagerung, also die Konstitution der Zellen AB und CD ist bedingt erstens durch das, was den Zellen durch die Strömungen zugeführt wird, zweitens

durch das, was von der Eikonstitution her einfach an seinem Ort verbleibt, und drittens durch den Einfluß, den die durch die Massenverkleinerung und gegenseitige Abplattung veränderte äußere Gestalt auf die Anordnung des Inhalts nimmt. In CD nimmt das den Kern umgebende dotterarme Plasma die obere rechte Partie der Zelle ein, und zwar so, daß seine größte Ausdehnung sich von *ld* nach *rv* erstreckt, einen Winkel von zirka 65° mit der Dorsoventralachse des Keimes bildend. Die rechte Seite liegt höher wie die linke. Man versteht, wie die Abplattung der Ventralseite und der rechtsseitige Dotternachschub von unten (während der Telophase der ersten Teilung) zu dieser Lagerung führen muß. In *udl* liegen die immobilen Dottermassen. Die Zelle AB ist ein verkleinertes, stark verkürztes Gegenstück zu CD. Die Exzentrizität ihres Inhalts ist viel geringer. Dichterer Dotter findet sich in den unteren Partien, links höher ansteigend, so daß die dotterarme Kernregion sich oben weiter nach rechts als nach links erstreckt mit der größten Ausdehnung in der Richtung *rl*. Als allgemeinstes Ergebnis der Teilung erhellt, daß AB und CD eine mit dem Ei in den wesentlichen Zügen übereinstimmende exzentrische Substanzanordnung aufweisen.

Der letztgenannte Umstand verrät schon, daß sich bei den Teilungen des zweiten Teilungsschrittes Vorgänge abspielen werden, deren Übereinstimmung mit und Abweichung von der ersten Teilung wir in ihren Bedingungen kennen. Von D wird nach rechts oben die viel kleinere Zelle C abgegeben, während die Medianebene des Keimes B von dem nur wenig größeren A abtrennt. Wir müssen uns hier das Eingehen auf die feineren Einzelheiten mangels der zur Vermittelung der räumlichen Vorstellungen unerläßlichen Abbildungen versagen.

Ein Schnitt durch die Sonderungsebene der Teilung D > C, der mit Medianebene des Keimes einen Winkel von zirka 65° bildet, zeigt den dotterarmen Teilungsbezirk in seiner Ausdehnung von *ld* nach *rv*, den C-Pol höher liegend als den D-Pol. Die untere Partie nimmt der Dotter ein, der linksseitig am dichtesten liegt. Ein Schnitt ebenfalls durch die Spindelpole und senkrecht zum vorigen, der ein Eitransversalschnitt wäre, wenn der C-Pol nicht höher als der D-Pol läge, zeigt ebenfalls den Längsdurchmesser des Teilungsbezirks und linksseitig den Dotter. Ein Schnitt senkrecht zur Eitransversalebene und durch die Ruhekerne der Zellen CD und AB trifft den Teilungsbezirk in CD quer, also im kurzen Durchmesser. Die unteren Zellpartien sind von Dotter erfüllt, der

noch im einzelnen eine charakteristische Verteilungsweise zeigt. Im ganzen sehen wir der ersten Eiteilung durchaus entsprechende Verhältnisse, die nur solche Modifikationen aufweisen, wie sie eben die vorhergehende Teilung in ihren Folgen ergibt. Während der Telophase zeigen sich in der dotterfreien Oberflächenschicht der Zellen nach der Teilungsgegend hin plasmatische Strömungen, die sich nach den Sphärenzentren umwenden. In der größeren Zelle D machen sich auch Strömungen aus den tieferen Dotterschichten bemerkbar, die seitlich um den dadurch einsinkenden Kern abfließen.

Der stark inäqualen Teilung D > C gegenüber teilt sich AB in fast gleiche Teile. Da die Zellen sich in der Richtung *rl* sondern, so verbleibt in A der größere Teil des links unten gelegenen, wenig beweglichen Dotters und A fällt etwas voluminöser aus als B.

Die Einleitung und der Vollzug der Teilung in AB entspricht ganz den Vorgängen in CD, nur in dem adäqualen Charakter der Teilung entsprechend abgeschwächtem Maße. Die Spindelachsen der Teilungen D > C und A > B sind windschief zueinander, weshalb ein Schnitt durch die Spindelpole der einen Teilung nie die der anderen auch enthält. Es ist ziemlich wertlos, von einer die beiden Teilungen bewirkenden zweiten Furche zu sprechen; denn die Teilungen als solche gehen völlig unabhängig voneinander vor sich, wenn auch die Vorbedingungen beider Teilungen auf die Teilung CD > AB zurückgehen und die Zusammenlagerung der vier Zellen wiederum ihre Inhaltsanordnung beeinflußt.

Mit der Zunahme der Blastomerenzahl wächst natürlich die Komplikation, die begreiflicherweise in einer kurz bemessenen Darstellung durch Worte schwieriger zu bewältigen ist als bei der Beobachtung. Die Untersuchung lehrt, daß jede Blastomere der ersten sechs Teilungsschritte sich ebenso wie die Eizelle betrachten läßt, wenn sie durch gleichsinnige Schnittebenen zerlegt wird.

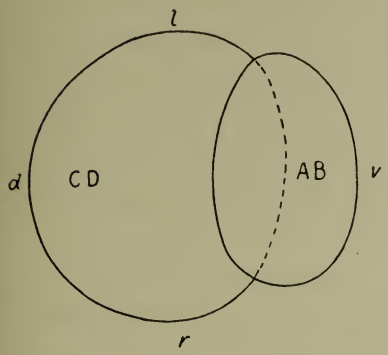
Fassen wir die Ergebnisse über den normalen Verlauf der Furchung von *Aricia* zusammen, so ist sie zunächst zu kennzeichnen als eine Reihe von Zellteilungen ohne Nachwachsen zur Ausgangsgröße, die der Zeit, dem Orte, der Richtung und der Größe nach bestimmt auftreten. Die Umlagerungen des an sich immobilen Dotters verraten die die Teilungen bewirkenden Plasmabewegungen. Die Teilungen nehmen ihren Ausgang von der durch eine eigentümliche asymmetrische Lokalisation ihres Inhalts ausgezeichneten Eizelle. Diese Asymmetrie ist während der Oogenesis unter dem Einfluß des Oocytenkerns entstanden. Das Eindringen des Spermiums,

dessen Weg vorgezeichnet ist, ändert an ihr nichts. Sie gestattet die Einstellung des Kerns und die Entfaltung des Teilungsapparates nur in einer bestimmten Weise. Die Blastomeren übernehmen vom Ei die exzentrische Lokalisation des Inhalts, die eine sekundäre Modifikation durch die von der Zellgestalt bedingten Umlagerungen erfährt, indem sich die Blastomeren je nach dem gegenseitigen Lageverhältnis verschiedentlich abplatten. Vom zweiten Teilungsschritt an sind also zwei Faktorenkomplexe von wesentlicher Bedeutung: die von der Eizelle her übernommene Inhaltsasymmetrie und die Wirkung der Zellgestalt auf die Inhaltsanordnung. Die Teilungen selbst führen zu einem allmählichen Ausgleich der Inhaltsdifferenzen unter den Blastomeren. So geht die anfänglich starke Inäqualität nach und nach in äquale Teilungen über.

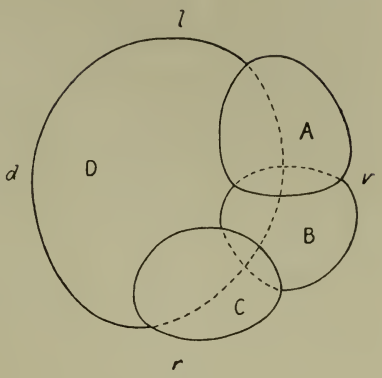
Die so vorgenommene Auflösung des Spiraltypus der Furchung in die Kombination einfacherer, freilich noch sehr komplexer Wirkungsweisen spricht dafür, daß die Furchung nur als Fortsetzung der Eibildung, die ihre Vorentwicklung darstellt, zu betrachten ist. Zwar läßt schon die aus allgemeinen cytologischen Kriterien sich ergebende Einsicht, daß die Furchungskerne sich inaktiv in bezug auf das sie umgebende Plasma verhalten, und die Zwangsparthenogenesis erkennen, daß für den Furchungsverlauf der Eibau verantwortlich zu machen ist; aber es soll auch noch der experimentelle Nachweis erbracht werden.

Ein solcher Nachweis ist dann als geliefert anzusehen, wenn eine Veränderung der Konstitution der furchungsbereiten Eizelle eine Alteration des Furchungsmodus nach sich zieht. Versuche mit der Zentrifuge haben bei *Aricia* kein Ergebnis. Es spricht auch gar nichts dafür, daß es gerade Verschiedenheiten des spezifischen Gewichts sind, die die Inhaltsanordnung der Substanzen im Ei bestimmen. Grobe mechanische Eingriffe wie Stoffentnahme u. dgl. sind, wo sie nicht gleich tödlich wirken, in ihren Folgen unberechenbar. Kleine Schädigungen, wie man sie durch leichten Druck oder Schütteln erzeugt, werden in gewissen Grenzen reguliert. Wir handeln hier nicht von ihnen, sondern machen uns den Umstand zunutze, daß bei *Aricia* namentlich zu Beginn und am Ende der Laichperiode die Substanzumlagerungen des Reifeabschlusses durch Erhöhung über oder Erniedrigung unter die optimale Temperatur von 13° C sich so alterieren lassen, daß die Inhaltsasymmetrie des Eies nahezu ausgeglichen oder stark übertrieben wird. In solchen Kulturen erhält man bei monospermer Besamung statt der Teilungen von normalem inäqualem Typus alle Übergänge von adäqualen

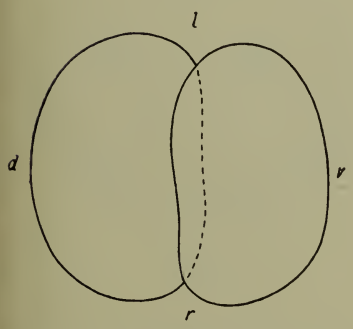
Teilungen bis zu übertrieben inäqualen Abknospungen. Hier betrachten wir einige extreme Fälle.



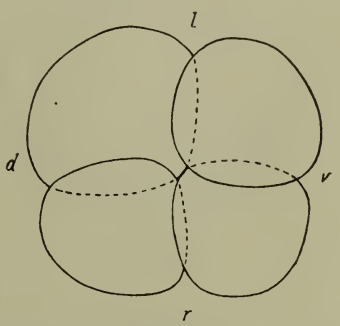
Figur 8.



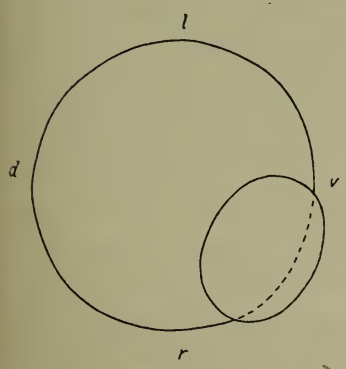
Figur 9.



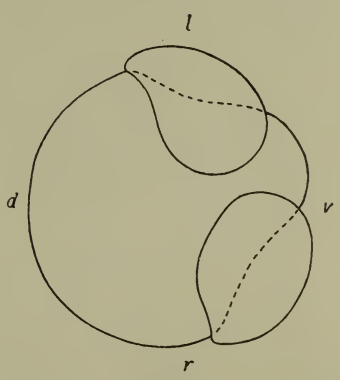
Figur 10.



Figur 11.



Figur 12.

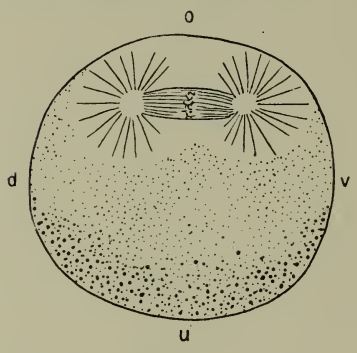


Figur 13.

In Fig. 8 und 9 sind die Zellumrisse des normalen 2- und 4-Stadiums in der Ansicht von oben dargestellt. Die Fig. 10 zeigt

ein nahezu äquales 2-Stadium in derselben Ansicht, die Fig. 11 einen Keim von vier Blastomeren zwar nicht gleichen Volumens, doch von im Vergleich zum normalen Verhalten, wo die Zelle D an Umfang die übrigen Zellen sehr erheblich übertrifft (Fig. 9), nur geringen Größenunterschieden. Die übermäßig inäquale Teilung, die im Keim der Fig. 12 vollzogen ist, zieht auffällige Folgen nach sich, indem die überwiegend große dotterreiche Zelle alsbald weitere kleine Zellen abknospt. Fig. 13 zeigt das Ergebnis der zweiten Teilung, die beendet ist, ehe die erste kleine Zelle sich wieder geteilt hat.

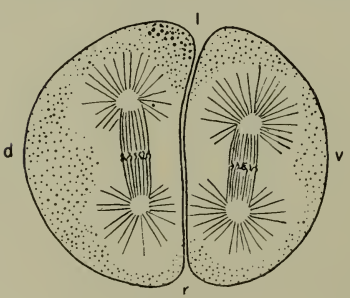
Wir untersuchen zunächst die adäqualen Teilungen. Ein Sagittalschnitt durch die Pole der anaphasischen Spindel zeigt



Figur 14.

Figur 15.

(Fig. 14), daß in der unteren Zellpartie Dotter in mäßiger Konzentration ausgebreitet ist. Die *ou*-Exzentrizität des Furchungsbezirkes besteht also. Dagegen ist die Exzentrizität in der Richtung *dv* nahezu aufgehoben. Ein entsprechender Schnitt im Stadium der Telophase zeigt einen Fall (Fig. 15), in dem die *dv*-Exzentrizität völlig ausgeglichen ist. Die Teilung wird äqual ausfallen. In die Fig. 15 sind die Plasmabewegungen schematisch eingezeichnet, deren symmetrischer Verlauf mit dem asymmetrischen der normal inäqualen Teilung der Fig. 7 zu vergleichen ist. Es geht daraus sehr deutlich der Unterschied im Resultat und die Homologie der Bedingungen der beiden Teilungsweisen hervor. Schneiden wir das nächste Teilungsstadium transversal, so können wir vier Spindelpole



Figur 16.

in die Schnittebene bekommen, was beim normalen Teilungsverlauf unmöglich ist (Fig. 16). Die Merkmale der Spiralfurchung fehlen in solchen extremen Fällen fast ganz. Die Furchung geht vielmehr annäherungsweise nach dem Radiärtypus vor sich. Der Vergleich mit den entsprechenden Stadien des normalen Furchungsverlaufs zeigt die bedeutsamen Veränderungen in der Lokalisation des Zellinhalts, als deren Folge die hinsichtlich der Richtung und Größe von der Norm abweichenden Teilungen erscheinen.

Bei den übertrieben inäqualen Teilungen findet sich der Furchungsbezirk stark exzentrisch nach oben rechts und namentlich ventralwärts abgedrängt. Der Teilungsbereich ist auch viel kleiner als bei der normalen Entwicklung. Die Teilungen erfolgen so, daß die erste kleine Zelle nach rechts oben, die zweite daneben, d. h.

Figur 17.

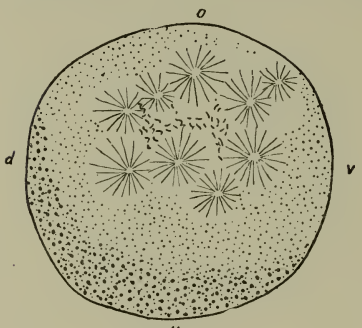
Figur 18.

nach links oben abgegeben wird. In ähnlicher Weise werden zahlreiche kleine Zellen abgeknospt, die sich noch weiter teilen, während eine überwiegend größere Dottermasse ungeteilt verharrt. Man gewinnt den Eindruck einer Furchung von diskoidalem Typus. Für die erste Teilung ist in Fig. 17 ein Schnitt durch die Pole der Telophase dargestellt, in dem auch die stark asymmetrischen Plasmabewegungen angedeutet sind. Einen Schnitt durch ein späteres Stadium zeigt die Fig. 18. Die Exzentrizität des Inhalts der großen Zelle ist sehr auffällig.

Aus diesen Beobachtungen und Versuchen ist der Schluß zu ziehen, daß der Spiraltypus der Furchung durch die exzentrische Lokalisation des Teilungsbezirks in der Eizelle bedingt wird, deren Zustandekommen und Wirkungsweise wir näher darlegten.

Andere Versuche bekräftigen weiter, daß keinerlei den Teilungsmodus bestimmende Determinationen von den Furchungskernen ausgehen. Sie lehren auch noch, daß es lediglich auf die Lokalisation des in seinem Wirkungskreise beschränkten, d. h. nur eine gewisse

Plasmamasse umfassenden Teilungsbezirks ankommt und nicht auf präformierte Strukturen, die etwa den Spaltflächen eines Kristalls vergleichbar wären. Das Mittel dazu bietet die Polyspermie, die sich bei *Aricia* unter gewissen Umständen erzielen läßt. Bewirkt man nämlich Polyspermie, nachdem die Substanzumlagerungen des Reifeabschlusses vor sich gegangen sind, so gelangen die oft recht zahlreichen Spermatozoen in den *ovr*-Oktanten, wo sich alsbald entsprechend zahlreiche Sphären entfalten, die ein wahres Chromosomengewimmel umschließen. Diese auf engem Raum zusammengedrängten Teilungszentren scheinen sich zu behindern und ihre Wirksamkeit gegenseitig aufzuheben, denn eine Teilung erfolgt selbst nach mehreren Stunden nicht. Die Teilungsstrukturen verschwinden schließlich wieder und der Keim wird zu einer Zelle mit ruhendem



Figur 19.

Figur 20.

Riesenkern. Fig. 19 zeigt auf einem Sagittalschnitt zahlreiche Sphären im Teilungsbezirk der Eizelle, die eine normale Substanzanordnung aufweist. Läßt man zahlreiche Spermatozoen in die Oocyte vor Vollführung der Substanzbewegungen der Ausreifung eindringen, so werden sie überallhin im Zelleib verschleppt. Nach einiger Zeit gehen ihre Kerne, wo sie sich nicht gegenseitig behindern, Teilungen ein, die meist Zellteilungen nach sich ziehen. So kommen mannigfache Vielteilungen und schließlich scheinbar regellos ganz oder teilweise abgefurchte Keime und ungeordnete Zellhaufen zustande. Das Schnittbild der Fig. 20 zeigt, wie mehrere Kerne ohne Rücksicht auf ihre Örtlichkeit im Zelleib selbständige Teilungen eingehen.

Auf das spätere Schicksal dieser und anderer Anomalien können wir hier nicht eingehen. Aus den Polyspermieversuchen ziehen wir den Schluß, daß die Eizelle überall teilbar ist, wo nur das Ooplasma zur Teilung angeregt wird. Diese Erregung ist aber immer in ihrem Umfang beschränkt.

Fassen wir das Ergebnis unserer Auflösung der Spiralfurchung in die Kombination einfacherer Faktorenkomplexe kurz zusammen: Die Furchung erscheint als die Ausführung der in der Eibildung gegebenen Vorentwicklung. Bei der Besamung ist der Weg des Spermiums im Ei so vorgezeichnet, daß die Vorkerne an vorbestimmter Stelle sich treffen müssen und die Teilungserregung ebenda bewirkt wird, nämlich in der im Verhältnis zum Eiganzen asymmetrisch und exzentrisch situierten Plasmamasse, die in der Form eines Ellipsoids mit dem längeren Durchmesser in der Richtung der Dorsoventralachse den oberen ventralen rechten Zelloktanten einnimmt. Die Zellregionen werden um so weniger in das Teilungsgetriebe einbezogen, je entfernter sie von den Teilungszentren liegen. Jede Blastomere übernimmt die Substanzanordnung des Eies und erhält eine von ihrem Lageverhältnis im ganzen abhängige Gestalt, die wieder die Inhaltsanordnung beeinflußt. So ist jede Teilung die notwendige Folge der vorhergehenden und die Vorbedingung der folgenden. Die Spiralfurchung ist nur die Resultante einer Reihe von Einzelereignissen, die alle gleichsinnig verlaufen.

Diskussion:

Herr Prof. Brandes (Dresden) meint, daß die mitgeteilten Tatsachen der polyspermen Entwicklung darauf hinzuweisen scheinen, daß die dotterreichen Massen doch mechanischen Widerstand bei der Teilung leisten und nicht an allen Stellen jederzeit in Teilung treten können. Die eingedrungenen Spermien liefern das „reine" Protoplasma, das bei jeder Teilung des Dotters in hinreichender Menge vorhanden sein muß.

Herr Dr. Schellack (Berlin-Lichterfelde):

Untersuchungen über die Coccidien aus Lithobius und Scolopendra (Barrouxia, Adelea, Eimeria).

(Untersuchungen von E. Reichenow und C. Schellack.)

Seit den bekannten Untersuchungen von Schaudinn und Seedlecki (1897, 1899, 1900) sind die Coccidien aus dem Darm von Lithobius kaum wieder untersucht worden. Zu erwähnen wären nur die Arbeiten von Dobell[1]) (1907), Jollos[2]) (1909), der die Kernteilungen näher untersuchte, und Debaisieux[3]) (1911), auf den ich noch zurück-

[1]) Proc. of Royal Soc., Ser. B, Bd. 79, 1907.
[2]) Arch. f. Prot.-Kunde, Bd. 15, 1909.
[3]) La Cellule, Bd. XXVII, Heft 2, Juli 1911.

kommen werde. Herr Dr. Reichenow und ich haben deshalb bereits vor zwei Jahren mit einer eingehenden Nachuntersuchung begonnen, die sich zuerst eigentlich nur auf *Adelea ovata* erstrecken sollte, bald aber auf alle in *Lithobius forficatus* vorkommenden Arten ausgedehnt werden mußte. Es hat sich in mehrfacher Beziehung gezeigt, daß diese Nachprüfungen in der Tat notwendig waren. Die Untersuchungen, über die im folgenden ganz kurz berichtet werden soll, sind im Protozoenlaboratorium des Kaiserlichen Gesundheitsamtes unter Herrn Regierungsrat Schuberg ausgeführt worden. Eine kurze vorläufige Mitteilung über einen Teil unserer Ergebnisse wurde im Zoologischen Anzeiger Bd. XXXVI, 1910, S. 380 veröffentlicht; auch hat Herr Dr. Reichenow auf dem VIII. Internationalen Zoologenkongreß in Graz[1]) darüber vorgetragen. Debaisieux obenerwähnte Arbeit beschäftigt sich nur mit *Adelea ovata* und *Eimeria lacazei*; sie erschien erst nach unserer vorläufigen Mitteilung (Zoologischer Anzeiger Bd. XXXVI S. 380). Seine Untersuchungen werden im folgenden mehrfach erwähnt.

Das erste Ergebnis unserer Bearbeitung, das uns sehr überraschend kam, war, daß wir neben den drei Schaudinn und Siedlecki bekannten Formen (*Adelea ovata*, *Eimeria schubergi* und *Eimeria lacazei*) noch eine vierte fanden, die der Gattung *Barrouxia* angehört. Wie aus den weiteren Ausführungen hervorgehen wird, wird durch Auffindung dieser Form die Frage des Vorkommens getrennt geschlechtlicher Schizogonie-Cyclen, das von Siedlecki für *Adelea ovata* angegeben wurde, in ein neues Licht gerückt.

Die von uns gefundene *Barrouxia*-Art stimmt mit der von Léger (1897) in *Lithobius forficatus* auf dem Mt. Pelvoux gefundenen *Barrouxia alpina* überein, muß aber aus Prioritätsgründen den Namen *B. schneideri* erhalten.

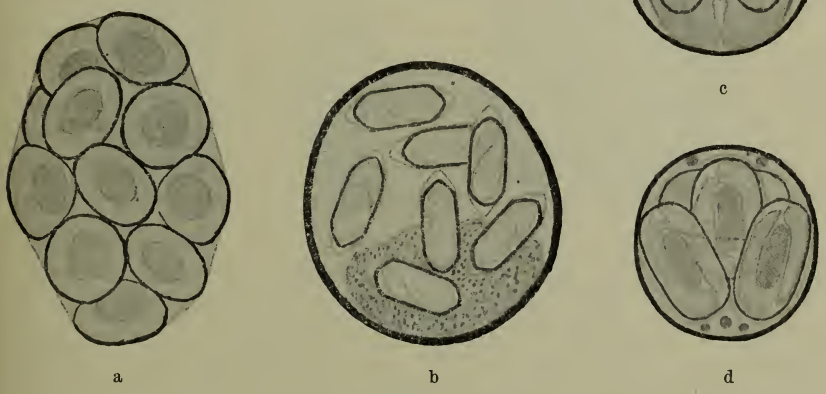
Wir haben Lithobien an vielen Orten in der Umgegend von Berlin, in Marburg und in Celle (Hannover) gesammelt: überall war *Barrouxia* zu unserem Erstaunen die häufigste Art. Auch sonst muß sie weit verbreitet sein. Figuren von Dobell zeigen, daß sie in England, von Siedlecki und Debaisieux, daß sie in der Umgegend von Paris, Krakau und in Belgien vorkommen muß. Auch Schaudinn hat sie mit Sicherheit vorgelegen: daß sie übersehen werden konnte, ist methodologisch äußerst interessant und nur

---

[1]) Kongreßbericht des internat. Zoologenkongresses in Graz 1910, S. 439. Auf die dort gedruckte Diskussionsbemerkung von Jollos und einige andere Punkte wird in einem Artikel im Zool. Anzeiger Bd. 39, 1912, S. 609 eingegangen.

so zu erklären, daß ihre Cysten mit *Adelea*-Cysten in der Größe ungefähr übereinstimmen, aber zu ihrer Reifung etwa 14 Tage gebrauchen. Die *Barrouxia*-Cysten sind deshalb von Sghaudinn immer für unreife *Adelea*-Cysten gehalten worden. Wir sind zuerst demselben Irrtum anheimgefallen.

Ich führe Ihnen an der Hand des Schemas (Fig. 1) und von Mikrophotogrammen[1]) die lebenden reifen Cysten aller vier Arten vor, die ganz erheblich voneinander verschieden sind. Die Figuren machen eine weitere Erklärung unnötig; besonders darauf hingewiesen sei aber, daß *Barrouxia schneideri* nur einen Sporozoïten in jeder seiner zahlreichen Sporocysten besitzt.



Figur 1.

Schematische Darstellung der Cysten der vier im Darm von *Lithobius forficatus* schmarotzenden Coccidien.

a) *Adelea ovata.* Zahlreiche Sporocysten mit je 2 Sporozoïten.
b) *Barrouxia schneideri.* Zahlreiche Sporocysten mit je 1 Sporozoïten.
c) *Eimeria lacazei.* 4 parallel zueinander gelagerte Sporocysten mit je 2 Sporozoïten.
d) *Eimeria schubergi.* 4 Sporocysten mit je 2 Sporozoïten.

Die Entwicklung der drei Arten *Barrouxia schneideri*, *Adelea ovata* und *Eimeria lacazei*, die wir ganz verfolgen konnten, sei in kurzen Zügen skizziert. Über *Eimeria schubergi* wollen wir mit unseren eigenen Untersuchungen noch zurückhalten, weil sie noch nicht abgeschlossen sind.

[1]) Die Einrichtung des in Halle zur Verfügung stehenden Projektionsapparates, der für eine andere Plattengröße eingerichtet war, sowie die Kürze der zum Vortrage zur Verfügung stehenden Zeit machten es leider unmöglich, unsere Mikrogramme vollständig und in ausreichender Weise vorzeigen zu können. Die nach dem Lumière'schen Verfahren aufgenommenen farbigen Photogramme konnten nur in ganz unvollkommener Weise demonstriert werden.

1. *Barrouxia schneideri.* Die Merozoïten, mit deren Beschreibung ich bei allen Arten beginnen will, weil sie sehr charakteristisch sind, besitzen den in Fig. 2 dargestellten Bau. Sie sind durch den länglich ovalen, eigentümlich gebauten Kern sofort von den drei andern Arten zu unterscheiden; das Chromatin ist in einem länglichen Ballen kondensiert, dem ein oder mehrere Binnenkörper kappenförmig aufsitzen. Die Merozoïten liegen regelmäßig, wie die Teile einer Orange, in Bündeln zusammen, und diese Bündel besitzen in der Regel keinen Restkörper (Ausnahmen finden sich, sind aber äußerst selten). Ein großes Material von Lithobien, die massenhaft

Figur 2.

Figur 3.

Figur 4.

Barrouxia schneideri.

Fig. 2. Merozoïtenbündel. — Fig. 3. Erste Kernteilung des Schizonten.
Fig. 4. Mehrkerniger Schizont.

ausschließlich mit *Barrouxia* infiziert waren, wie monatelange Kontrolle ergab, läßt keinen Zweifel zu, daß diese Merozoïten in der Tat zu *Barrouxia* gehören. Siedlecki (1899), der für *Adelea ovata* zwei getrennt geschlechtliche Schizogonien aufstellte, hat diese *Barrouxia*-Merozoïten für den männlichen Schizogoniecyclus von *Adelea* gehalten; Debaisieux, der unsere Mitteilung noch nicht berücksichtigt hat, bestritt zwar auch, wie wir, daß diese Merozoïten zu *Adelea* gehörten, stellte sie aber fälschlich zu *Eimeria lacazei.*

Die Schizogonie verläuft folgendermaßen. Die Binnenkörper vermehren sich im Kern, indem sie an verschiedenen Stellen schon im Merozoïten und auch später noch neu entstehen, der Kern teilt sich typisch amitotisch, indem die Binnenkörper mit auf die Tochterkerne übernommen werden (Fig. 3). Bei den späteren Teilungen tritt diese ganz primitive Art der Amitose etwas zurück, man sieht Bilder wie das in Fig. 4 dargestellte: die Binnenkörper, die in jedem ruhenden Kerne vorhanden sind, entstehen immer nur durch Neubildung, nie durch Teilung, verschwinden vielmehr während der

Teilung. So können gegen 6—50 Kerne für ebensoviele Merozoïten entstehen.

Die Bildung sowohl der Mikro- wie der Makrogametocyten geht von denselben Merozoïten aus: morphologische Differenzen haben wir trotz vielen darauf verwandten Studiums nicht entdecken können. Wir sind in unserer endgültigen Arbeit ausführlich darauf eingegangen.

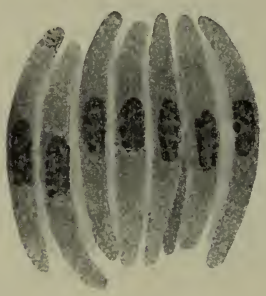
Auch der Kernteilungsmodus in den Mikrogametocyten ist von dem in den Schizonten nicht zu unterscheiden — Abweichungen zeigen sich erst in den letzten 2—3 Teilungen: es wird das Chromatin stark verdichtet, die Kerne werden bedeutend kleiner, als es die Merozoïtenkerne sind, und vor allem sind keine Binnenkörper mehr vorhanden. Die aus diesen Kernen entstehenden Mikrogameten haben den Bau, wie ihn Léger für *Barrouxia* beschrieben hat.

Die jungen Makrogameten sind dadurch von den jungen Schizonten und Mikrogametocyten unterschieden, daß sie nur bis zu drei Binnenkörper besitzen, wovon zwei allmählich rückgebildet werden. Gleichzeitig werden charakteristische Reservestoffe aufgespeichert. Die Befruchtung erfolgt, ohne daß eine erkennbare Reduktion oder Reifung (etwa Auflösung des Binnenkörpers) vor sich geht, indem der Kern sich streckt und eine Röhre gegen die Oberfläche bildet, in die der Mikrogamet eindringt. Der Binnenkörper ist auch nach der Befruchtung noch vorhanden. Die weitere Entwicklung ist färberisch wegen der vorhandenen undurchlässigen Cystenhülle schwer zu verfolgen. Einiges aus dieser Entwicklung zeigen die demonstrierten Figuren (folgt Demonstration von Mikrophotographien).

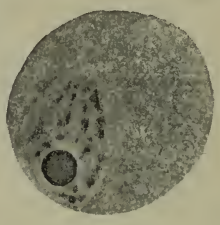
2. *Adelea ovata.* Es sind nur solche Merozoïten vorhanden, wie sie nach Siedlecki (1899) während der weiblichen Schizogonie von *Adelea* vorkommen sollen. Reininfektionen nur mit *Adelea*, die alle Stadien enthalten, zeigen das ebenso wie die Möglichkeit der lückenlosen Aneinanderreihung der von diesen Merozoïten ausgehenden Stadien. Der Merozoït ist sehr schmal, lang gestreckt und besitzt einen schmalen langen Kern, der stark färbbares gekörntes Chromatin und einen sehr winzigen, polaren, blaß färbbaren Binnenkörper besitzt (Fig. 5). Die Schizogonie ist von Siedlecki nicht richtig dargestellt, indem er einmal von der Annahme einer multiplen Kernteilung ausging, andererseits Stadien von *Barrouxia* einfügte. Zur Frage der „multiplen“ Kernteilung wird unten noch einiges zu erwähnen sein. Die Kernteilung be-

ginnt bereits auf sehr frühen Stadien: wir haben überhaupt bei allen von uns untersuchten Formen ganz allgemein die Regel bestätigt gefunden, daß nicht etwa der Schizont erst sein Wachstum beendet, ehe er mit der Kernvermehrung beginnt, sondern letztere geht nach einer gewissen Größenzunahme des Merozoïten gleichlaufend mit ersterem vor sich.

Der Merozoït wächst heran, indem er dabei mäßig viel starkkörniges Chromatin und in der Regel nur seinen einen Binnenkörper ausbildet (Fig. 6). Die Teilung geht auch wieder amitotisch ohne Durchschürung des Binnenkörpers vor sich (Fig. 7). Letzterer gelangt dabei entweder ins Plasma, oder von den zwei Binnenkörpern bekommt jeder Kern einen. Die nächste Teilung kann genau so vor sich



Figur 5.



Figur 6.

Figur 7.

Adelea ovata.

Fig. 5. Merozoïtenbündel. — Fig. 6. Einkerniger Schizont.
Fig. 7. Mehrkerniger Schizont.

gehen — bei den späteren aber ist in der Regel während der Teilung oder nachher ein Binnenkörper nicht mehr zu sehen, in den sehr regelmäßigen Sternchen der letzten Teilungen durch Färbung mit Delaf. Hämatox. jedenfalls nie mehr nachweisbar.

Inzwischen ist auch der Makrogamet herangewachsen; er besitzt kein Volutin, wie es alle andern bisher von *Barrouxia* und *Adelea* beschriebenen Stadien haben. Sein Chromatin wird stark aufgelockert und liegt sichelförmig um das Karyosom, das in der Einzahl bleibt, sehr groß wird und stark von Vakuolen durchsetzt ist. An den Makrogameten lagert sich in bekannter Weise ein Mikrogametocyt, der manchmal noch fast ganz die Form von Merozoïten besitzt, nur daß er etwas gedrungener geworden ist. Sein Chromatin- und Volutingehalt nimmt sehr stark zu. Es gehen dann die bekannten schon von Siedlecki richtig beschriebenen Prozesse vor sich, die zur Ausbildung von vier Mikrogameten und zur Befruchtung und Sporulation führen. Das soll ganz kurz, soweit es die Befruchtung

und die Bildung der „Befruchtungsspindel“ betrifft, an den projizierten Figuren gezeigt werden. Uns kommt es besonders darauf an, an dieser lückenlosen Reihe von Bildern zu erkennen zu geben, daß eine Kernreinigung durch Ausstoßung von Chromatin, wie Siedlecki es will, oder gar eine Bildung von Richtungskörperchen, wie Jollos es beschreibt, gar nicht vorkommt. Wir gehen auf letzteren Vorgang in unserer endgültigen Arbeit sehr ausführlich ein, und haben uns auch genötigt gesehen, in einer im Zoologischen Anzeiger im Druck befindlichen Mitteilung [1]) nochmals in dieser Frage gegen Jollos Stellung zu nehmen. Man sieht nur, daß vor der Befruchtung der Binnenkörper allmählich kleiner und schließlich ganz aufgelöst wird.

Wir fassen für *Adelea ovata* unsere Ergebnisse nochmals dahin zusammen, daß 1. kein geschlechtlicher Dimorphismus während der Schizogonie besteht, 2. keine „multiple Teilung“ während der Schizogonie und 3. kein irgendwie gearteter Vorgang, der als Kernreduktion aufzufassen wäre, zu finden ist.

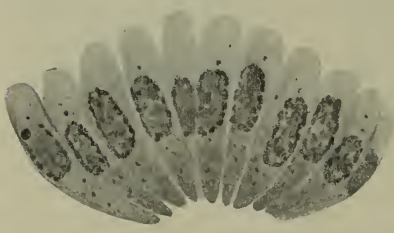
3. *Eimeria lacazei*. Wir besitzen bekanntlich über den Entwicklungsgang dieses Coccidiums eine Darstellung, die Schaudinn in seiner gemeinsamen mit Siedliecki (1897) verfaßten vorläufigen Mitteilung über seine Coccidienstudien gegeben hat (wiederholt und etwas ergänzt in der Arbeit über *E. schubergi*); ferner eine solche von Debaisieux (1911). Beide sind in wesentlichen Punkten unrichtig; die letztere gibt, wie schon erwähnt, ausschließlich Stadien von *Barrouxia*, die Schaudinn'sche nur zum Teil.

Das Material, das wir benutzten, ist selbstverständlich auf das sorgfältigste ausgesucht und kontrolliert. Darüber werden unsere Protokolle die notwendige Auskunft geben. Wir bemerken, daß die Stadien, die auf den Zeichnungen demonstriert werden, fast alle von einem Tier stammen, das viele Wochen hindurch vorher kontrolliert war; es zeigte anfänglich eine *lacazei*-Infektion, dann *Barrouxia*, nach deren Abklingen wieder *lacazei* auftrat. In diesem Zeitpunkt wurde das Tier getötet. Die Stadien sind außerdem so charakteristisch und weichen von *E. schubergi*, *Barrouxia* und *Adelea ovata* so stark ab, daß Verwechselungen gar nicht möglich sind. Wir haben natürlich auch Reininfektionen gehabt.

Die Merozoïten sind in Fig. 8 dargestellt. Sie sind sehr klein, etwas keulenförmig, und besitzen einen Kern, der fast die Form

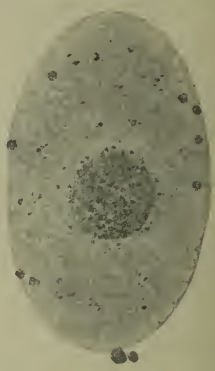
[1]) Zool. Anz., Bd. 39, 1912, S. 609.

eines langen Rechtecks hat. Das Chromatin ist kompakt, nicht in Körnchen angeordnet, sondern gewissermaßen in größeren Brocken hauptsächlich der Kernwand angelagert. Ein Karyosom ist auf dem ganz jungen Merozoïten noch nicht erkennbar, allerdings ist häufig ein Raum innerhalb des einen Kernpoles ausgespart, auf dem es bald deutlich erkennbar wird. Es rückt dann an das Ende des Kerns aus dem Chromatin heraus, bleibt zunächst ziemlich klein und wächst erst später außerordentlich stark heran. An einer Auswahl von wenigen, aber charakteristischen Figuren sei die weitere Entwicklung geschildert, und voraufgeschickt, daß auch hier wie bei *Barrouxia schneideri* weder ein geschlechtlicher Dimorphismus der Merozoïten, noch Differenzen im Kernteilungsmodus bei Schizonten und Mikrogametocyten vorhanden sind. Für beide nahm Schaudinn (1897) multiple Kernteilung an, d. h. Zerstreuung von



Figur 8.

Figur 9.



Figur 10.

Eimeria lacazei.

Fig. 8. Merozoïtenbündel. — Fig. 9. Erste Kernteilung im Schizonten.
Fig. 10. Makrogamet nach „Explosion“ des Binnenkörpers.

vielen Binnenkörpern im Plasma nach Auflösung des ersten Kernes und Entstehung neuer Kerne um die Binnenkörper als Bildungszentren. In scharfem Gegensatz dazu zeigen unsere Figuren die schönsten Kernteilungen. Der zum Schizonten oder Mikrogameten herangewachsene Merozoït besitzt lang ovale Gestalt, einen runden, großen Binnenkörper in dem mit stark färbbarem, körnigem Chromatin erfüllten Kern. Hierdurch, durch seine Kleinheit und die ovale Form unterscheidet er sich leicht von allen anderen Formen; besonders von *Eimeria schubergi*, der er in der Art der Binnenkörper-Teilung ähnelt, ist er durch die längliche ovale Gestalt unterschieden — denn nach Schaudinn ist der Schizont von *Eimeria schubergi* kugelig.

Bei der Kernteilung nun wird der eine seitlich gelagerte Binnenkörper mit geteilt, durchgeschnürt (Fig. 9); das Chromatin ist in

deutlich fädiger Anordnung an die Pole der Teilungsfigur gelagert. Ein solches Bild ist bei keiner anderen Coccidienform aus *Lithobius* zu finden. Nach dieser Methode teilen sich die Kerne auch weiterhin. Es ist aber höchst erwähnenswert, daß es auch vorkommt, daß in dem Kern (schon bei der ersten sowohl wie bei den späteren Teilungen) neben dem einen Binnenkörper ein zweiter neugebildet wird, dann bei der Teilung die Durchteilung des Binnenkörpers sinngemäß unterbleibt und von den beiden Binnenkörpern je einer auf jeden Tochterkern verteilt wird. Die beiden Typen von Teilungen kann man in demselben Schizonten nebeneinander finden. In den Teilungsfiguren der Binnenkörper ist von Centriolen usw. nichts zu sehen. In den Schizonten mit zahlreichen Kernen ist der große Binnenkörper immer polar gelagert.

Die Merozoïten, die aus den Schizonten entstehen, sind, wie die Fig. 8 zeigt, meist fächerartig angeordnet. Das aber nur auf jungen Stadien, später liegen sie meist regellos durcheinander.

Die Bildung der Mikrogametenkerne in den Mikrogametocyten erfolgt, wie gesagt, in derselben Weise. Das Kernbild ändert sich wie bei *Barrouxia schneideri* erst mit den letzten Teilungen, indem dann die Karyosome verschwinden. Die unreifen Mikrogametenkerne sind größer als bei *Barrouxia* — die vorgezeigten Mikrophotogramme zeigen die Unterschiede sehr gut — ebenso wie auch die Mikrogameten größer sind. Schaudinn hat nun sowohl die reifen Mikrogametocyten wie die reifen Makrogameten von *Barrouxia* als zu *E. lacazei* gehörig beschrieben, wie aus seiner Abbildung, die einen länglich ovalen Makrogameten mit der *Barrouxia* eigentümlichen Kernröhre und davor schwärmenden Mikrogameten zeigt, hervorgeht.

Der Makrogamet ist vielmehr genau so gebaut wie der von *Eimeria schubergi*. Sie sind einander so ähnlich, daß wir die Stadien bis jetzt nicht voneinander trennen konnten. Der junge unreife Makrogamet ist wie bei *E. schubergi* lang oval, mit einem Binnenkörper, der reife nimmt Kugelgestalt an, und dabei sind auch die so höchst eigentümlichen Prozesse der Binnenkörper-„Explosion“, die Schaudinn für seine Art beschrieb, wiederzufinden. Fig. 10 gibt ein Bild davon: die zahllosen Trümmer des Binnenkörpers liegen auf der Oberfläche des Makrogameten. Zur Befruchtung rückt der binnenkörperlose Kern in kugeliger Gestalt an die Oberfläche, und alles erfolgt auch weiterhin so, wie es für *E. schubergi* bekannt ist. Ich gehe nicht weiter darauf ein — die Unterschiede der reifen Cysten sind schon gezeigt —, erwähne nur,

daß wir auch die reifen Mikrogameten von denen der *E. schubergi* zunächst nicht unterscheiden können.

Ich hätte Ihnen nun noch die Enwicklung von *E. schubergi* zu schildern, möchte aber davon absehen, da unsere Untersuchungen über diese Form noch nicht ganz abgeschlossen sind. Sie ist unbedingt am schwersten zu untersuchen, einmal weil sie am seltensten ist und dann, weil man bei Tieren, deren Kot viele Cysten enthält, meist keine Schizogoniestadien mehr findet. Auffällig ist jedenfalls, daß die Schizogonie, so wie Schaudinn (1900) sie schildert, eine weitgehende Ähnlichkeit mit *Eimeria lacazei* besitzt, wenn für die letztere Form unsere Darstellung zugrunde gelegt wird.

Figur 11.

Figur 12.

Figur 13.

Figur 14.

Fig. 11—14. *Adelea dimidiata* aus dem Darm von *Scolopendra*.
Fig. 11. Merozoïtenbündel.
Fig. 12. Merozoïtenbündel mit Restkörper.
Fig. 13. Makrogamet mit aufsitzendem Mikrogametocyten.

4. Ich gehe deshalb gleich dazu über, Ihnen ganz kurz noch die Entwicklung eines Coccidiums aus dem *Scolopendra*-Darm, der *Adelea dimidiata,* zu schildern. Die Richtigkeit des Art- und Gattungsnamens wird an anderer Stelle untersucht werden. Léger hat die wichtigsten Stadien in einer kurzen Mitteilung beschrieben und die Vermutung ausgesprochen, daß ein ähnlicher Fall von geschlechtlichem Dimorphismus vorliege wie bei *Adelea ovata.* Die reifen Cysten besitzen ovale Gestalt, viele runde Sporen mit je zwei Sporozoïten, und sind ausgezeichnet dadurch, daß der Mikrogametocytenrestkörper unter einer besonderen Hülle auch an den reifen Cysten noch zu sehen ist.

Der Merozoït besitzt einen ovalen Kern mit kompaktem Chromatin (Fig. 11), in dem ein polargelagerter Binnenkörper erst beim Heranwachsen auftritt. Die Bündel sind meist, wie die Figur zeigt, angeordnet, außerdem findet man aber auch solche mit einem Restkörper (Fig. 12). Die Merozoïten sind in letzterem Falle kleiner und gedrungener. Léger (1898) glaubte aus diesem Vorhandensein zweier verschiedener Merozoïtenarten in Analogie zu dem von Siedlecki angegebenen geschlechtlichen Dimorphismus bei *Adelea ovata* auf einen solchen auch bei *A. dimidiata* schließen zu können. Das ist sicher ein Irrtum, denn man findet, daß gerade bei *A. dimidiata* die Schizogonie überhaupt stark variiert — Vorzeigung von Bildern einiger noch anders gebauter Merozoïtenbündel beweist das —, außerdem sind die Formen mit Restkörper bei sehr starken Infektionen mit allen Stadien stets nur äußert selten zu finden, genau wie bei *Barrouxia*. Es ist nicht möglich anzunehmen, daß die Unmassen von Makrogameten bei vielen Infektionen — die sich nebenbei bemerkt bei meinen Versuchstieren jetzt über zwei Jahre hingezogen haben, ohne abzubrechen —, daß diese Makrogameten, wie Léger annimmt, ausschließlich von den seltenen Schizogonieformen mit Restkörper herrühren sollen. Ich bin, wie ich hier nicht im einzelnen klarlegen kann, trotz ursprünglich gegenteiliger Annahme doch zu dem Schluß gedrängt worden, daß auch bei *Adelea dimidiata* ein geschlechtlicher Dimorphismus der Merozoïten nicht statthat.

Die Kernteilungen in den Schizonten sind wiederum nicht „multipel", sondern sind der von *Adelea ovata* einigermaßen ähnlich: primitive amitotische Figuren, bei denen allerdings das Chromatin in längeren Strähnen angeordnet ist, keine Durchschnürung des Binnenkörpers, sondern Neubildung in den Tochterkernen und Verschwinden vor oder noch während der Teilung (Fig. 13).

Die Merozoïten wachsen zu den eigentümlich gebauten Makrogameten heran, wie sie in Fig. 14 dargestellt sind. Es bildet sich nämlich eine kleine hyaline Zuspitzung an der dem Darmlumen abgekehrten Seite des im Epithel liegenden Makrogameten aus, die gewissermaßen eine Vorstufe der Epimerite der Gregarinen zu sein scheint. Zum Festhaften können diese hinfälligen Gebilde freilich nicht dienen, zumal sie auch bei den Mikrogametencyten vorhanden sind, die nach Adeleidenart fest am Makrogameten anhaften. Sie dienen wahrscheinlich zur Nahrungsaufnahme, wie man das neuerdings auch von vielen Epimeriten der Gregarinen annehmen darf.

Der Mikrogametocyt, der sich schon sehr frühzeitig an die unreifen Makrogameten anlagert, liefert wie üblich vier Mikrogameten, deren einer die Befruchtung bewirkt. Ich gehe auf die übrigen Verhältnisse nicht näher ein, bemerke aber, daß ich gerade diese Form sehr vollständig studieren konnte, da mir genügend Material auch der frühesten Stadien vom Sporozoïten an infolge künstlicher Infektionsversuche zur Verfügung steht.

Nach dieser kurzen Darstellung der Entwicklung der verschiedenen untersuchten Arten möchte ich noch kurz auf einige allgemeinere Fragen eingehen.

Schon Simond erkannte bei der Kaninchencoccidiose, mit welchen Schwierigkeiten man bei künstlichen Infektionsversuchen mit Coccidien zu kämpfen hat: es ist mit den größten Schwierigkeiten verknüpft, uninfizierte Versuchstiere zu bekommen.

Zur vollen Zufriedenheit gelungen sind mir diese Versuche bei *Adelea dimidiata*. Ich hatte das Glück, wirklich uninfizierte Scolopender in Rovigno zu finden: diese wurden nach Berlin geschafft und dort etwa $^3/_4$ Jahr und länger der Kot auf Cysten untersucht. Sie erwiesen sich als wirklich uninfiziert. Das Auftreten von Cysten im Kot nach dem Füttern erfolgte durchschnittlich nach 40 Tagen (mit wenigen Tagen Differenz). Ich kann wohl behaupten, daß dies die einwandfreiesten Fütterungsversuche mit Coccidien überhaupt sind, die bisher gemacht sind. Bei *Adeleiden* insbesondere sind noch gar keine gelungen.

Die Infektionsversuche mit Lithobien sind viel schwieriger. Wir haben viele Hunderte von Tieren im Laufe vieler Wochen und manchmal Monate lang unter ständiger Kontrolle isoliert gehalten, weil wir uninfizierte Tiere suchten. Das ist uns bis auf Ausnahmen bei einigen wenigen Tieren nicht geglückt. Alle gefundenen Tiere wiesen entweder gleich oder nach Wochen erst *Barrouxia schneideri* auf, manchmal kam dann *E. lacazei* dazu. Daher sind die vielen Infektionsversuche bei *Barrouxia* nur unter genauer Kenntnis der Beobachtungsprotokolle zu bewerten. Ich gehe hier nicht weiter auf sie ein. Wir hatten auch gehofft, nach den Angaben Schaudinn's für *E. schubergi* ein „Ausheilen" der Coccidiose abwarten zu können. Das ist vollends vergeblich: ich erwähne als krassestes Beispiel *A. dimidiata,* deren Cysten einzelne Scolopender jetzt bereits zwei Jahre lang in jedem ihrer Kotballen in Massen ausscheiden! Nicht viel anders geht es bei Lithobien mit *Barrouxia schneideri,* die nach monatelanger Beobachtung immer noch infiziert sind.

Bei *E. schubergi* verfuhr Schaudinn (1900) nach dem Plan, die Lithobien acht Tage lang zu beobachten und sie dann, wenn sie in diesem Zeitraum keine Cysten im Kot aufwiesen, für uninfiziert zu halten. Das sind sie keinesfalls gewesen, wenn damals schon in der Umgegend von Berlin *Barrouxia* vorkam, und das beweisen seine und Siedlecki's Abbildungen. Auch *E. lacazei* kann in den für uninfiziert gehaltenen Tieren vorgekommen sein, denn diese Form tritt auch manchmal erst nach wochenlanger Beobachtung auf.

Aber *E. schubergi* und *Adelea ovata* scheinen eine gewisse Sonderstellung einzunehmen. Zunächst sei bemerkt, daß uns unter vielen Versuchen auch eine *Adelea ovata*-Infektion gelang: 50 Tage nach dem Füttern traten zwei Cysten im Kot auf. Trotz dieser langen Inkubation verläuft bei *Adelea ovata* und, wie wir sehen werden, auch bei *E. schubergi* die Infektion etwas mehr akut: denn nach mindesten sechs Wochen ist bei *Adelea ovata* die Infektion, soweit man sehen kann, meist erloschen. Bei *E. schubergi* möchte ich Bezug auf einen Fall nehmen (wir haben derer noch mehrere beobachtet): ein *Lithobius* wurde am 9. März gefangen und zeigte bereits sehr viel *E. schubergi*-Cysten im Kot: erst am 4. Mai, also nach etwa zwei Monaten fanden sich die letzten Cysten im Kot. Es folgte dann eine *Lacazei*- und *Adelea*-Infektion. Das Tier ist seit 10. Mai nicht wieder angesehen.

Man kann also, wie wir zusammenfassend bemerken müssen, keineswegs nach achttägiger Beobachtung des Kotes von einem *Lithobius* sagen, er sei überhaupt nicht infiziert; ferner ist es nicht richtig, daß man durch „Ausheilen" lassen, wie es Schaudinn bei *E. schubergi* für möglich hält, uninfizierte Tiere erhalten kann. Wenn man demnach Schaudinn's Ergebnisse bei *Eimeria schubergi* nunmehr auch mit einer gewissen Kritik ansehen muß, so wollen wir dennoch nur auf Grund letzterer Tatsachen nicht behaupten, daß der von ihm aufgestellte Entwicklungskreis falsch sei. Dazu werden wir uns vielmehr erst äußern, wenn wir ihn voll haben nachprüfen können.

An zweiter Stelle möchten wir noch einige Worte zu der Frage des geschlechtlichen Dimorphismus in der Schizogonie der Coccidien sagen. Zunächst einiges über den Plasmarestkörper, der ja die weiblichen Merozoïtenbündel von *Adelea ovata, A. dimidiata* und *Cyclospora caryolytica* neben andern Merkmalen kennzeichnen soll. Daß er diese Bedeutung bei den beiden ersten Formen nicht haben kann, ist schon gezeigt worden. Allein schon die Seltenheit des Vorkommens zeugt dagegen. Bei *Barrouxia* liegt die Sache

ebenso. Bei allen drei Formen ist ein geschlechtlicher Dimorphismus sicher nicht vorhanden; als einziges Beispiel bleibt uns *Cyclospora caryolytica*. Wichtig zur Frage der Bedeutung des Restkörpers scheinen mir nun folgende Versuche zu sein, die freilich noch nicht ganz abgeschlossen, aber bisher mehrfach wiederholt sind, und öfter zu demselben Ergebnis führten. Ein stark mit *Barrouxia schneideri* infizierter Lithobiendarm wurde in zwei Teile geteilt, die eine Hälfte sofort als Ausstrich feucht konserviert, die andere mit Blut von *Lithobius* und etwas physiol. Kochsalzlösung (etwa $^1/_{10}$ der ganzen Masse) zerzupft und unter einem Deckglase eine halbe Stunde und mehr liegen gelassen. Es waren diese Versuche zu dem Zweck gemacht worden, zu sehen, welche Schädigungen beim Lebend-Beobachten der Coccidien auftreten (Schaudinn beobachtete dasselbe Präparat bis zwei Stunden und hielt es ungefähr während dieser Zeit für normal). Überraschenderweise konnte man nun häufig schon im Leben das Auftreten von Restkörpern in Schizogonien beobachten, die nachher auch auf dem Ausstrich sehr häufig waren, während auf dem Ausstrich der ersten, sofort fixierten Hälfte keine Restkörper waren! Außerdem traten Merozoïtenformen auf, die mir ganz unbekannt waren. Schließlich sichere Kernschädigungen schon nach $^1/_2$ Stunde. Ich zeige Ihnen hier einige Bilder (von denen hier nur eines in Fig. 15 zur Abbildung gelangt ist), die bis auf die etwas unregelmäßige Gestalt des Restkörpers durchaus in allen Merkmalen mit Schaudinn's Abbildung des Merozoïtenbündels von *E. schubergi* übereinstimmen. In dem stark infizierten normalen Präparat der andern Darmhälfte war nichts davon zu sehen, auch hatte das Tier keine *Schubergi*-Cysten im Kot. Ich wollte hier nur das Ergebnis dieser Versuche, deren Tatsachen feststehen, mitteilen und enthalte mich zunächst noch jeden weiteren Schlusses. Sie sollen nur den Weg zeigen, auf dem vielleicht die wirkliche Bedeutung der Schizogonieformen mit Plasmarestkörper aufgeklärt werden kann.

Figur 15.
Merozoïtenbündel von *Barrouxia schneideri*, unter dem Deckglas nach Zusatz von etwas Lymphe des *Lithobius* und phys. Kochsalzlösung entstanden.

Jedenfalls mahnen diese Versuche jetzt schon dazu, nicht auf Grund seltener Befunde von abweichenden Schizogonieformen (abweichend in bezug auf das Fehlen oder Vorhandensein von Restkörpern und in bezug auf morphologische Differenzen der Merozoïten) gleich geschlechtliche Dimorphismen anzunehmen — vor allem, nachdem auch die genaue rein morphologisch durchgeführte Bearbeitung von vier Arten einen solchen Dimorphismus nicht hat auffinden können.

Nun zu der Frage der Kernteilungsarten: es ist bekannt, daß die Coccidien bisher eines der Hauptbeispiele des Vorkommens multipler Kernteilung abgegeben haben. Sie ist von Schaudinn und Siedlecki bei *Adelea ovata* und *E. lacazei* während der Schizogonie, bei *E. lacazei, E. schubergi* und *Cyclospora caryolytica* in den Mikrogametocyten gefunden. Davon bleiben nach unseren Befunden nur noch die beiden letzten Fälle übrig: denn wie die bei allen unseren Formen aufgefundenen und vorgezeigten Figuren klar beweisen, ist die Kernteilung eben nicht multipel, sondern man kann alle einzelnen Teilungen von der ersten bis zur letzten als amitotisch nachweisen. Die Befunde Schaudinn's und Siedlecki's sind bisher auch niemals bestätigt worden (außer von Jollos), weder bei denselben noch bei anderen Formen. Léger, Moroff, Pérez, Schuberg und Kunze, Debaisieux u. a. haben Coccidien genau untersucht — keiner hat multiple Kernteilung gesehen. Jollos aber sieht sie bei seiner vermeintlichen *Adelea ovata* in den Schizonten neben zwei anderen Kernteilungsarten auftreten. Damit nicht behauptet werden kann, wir hätten diese multiplen Kernteilungen eben einfach nicht gefunden, zeige ich hier ein Photogramm (von *Barrouxia*), bei dem in den Schizonten nur eine Anzahl isolierter Karyosome liegen (Fig. 16). Es ist vor allem bei *Barrouxia* auffällig, wie schwer sich manchmal das Chromatin färbt, und wie leicht es beim Differenzieren entfärbt wird: auch in diesen Figuren sind Kerne um die Karyosome vorhanden, wie man durch Nachfärben nachweisen kann. Jollos hat dann weiter auch Centriole in diesen Karyosomen gefunden, die wir ebenfalls nicht gesehen haben. Ich möchte hierüber an dieser Stelle eine Auseinandersetzung nicht

Figur 16.
Photogramm eines Schizonten von *Barrouxia schneideri*. „Multiple Kernteilung", d. h. es sind im Plasma nur die Binnenkörper erkennbar, keine Kerne.

beginnen, da wir demnächst im Zoologischen Anzeiger[1]) einen Artikel veröffentlichen, der sich damit beschäftigt. Ich möchte nur sagen, daß wir den morphologischen Bau der Binnenkörper genau untersucht und sie als wabig gebaut (manchmal mit eingelagerten Körnchen) erkannt haben. Das sind positive, auch schon vor uns von Coccidien bekannte Befunde, die Jollos nicht erhoben und nicht berücksichtigt hat, wie es bei einer so schwierigen Materie, wie die „Centriole" es sind, doch wohl eigentlich wünschenswert gewesen wäre. Wir messen den Binnenkörpern nicht die Bedeutung vollwertiger Kerne bei, wie die Hartmann'sche Schule: morphologisch beherrschen sie allerdings schon infolge ihrer starken Färbbarkeit das Kernbild, sind auch sicher physiologisch außerordentlich wichtig als chromatinbereitende Organelle (wie wir mit Hertwig annehmen möchten), aber während der Teilungen sind sie von einer Variabilität, die geradezu erstaunlich ist: sie können vollständig aufgelöst werden, irgendwo im Kern ganz neu entstehen, ins Plasma ausgestoßen werden, da, wo sie in Mehrzahl vorhanden sind, einfach ungefähr in gleicher Zahl in jeden Tochterkern übernommen werden, schließlich können sie auch bei der Teilung mit geteilt werden.

In bezug auf die Frage der Reduktionsteilungen läßt sich das Ergebnis unserer Untersuchungen kurz dahin zusammenfassen, daß solche Vorgänge bei keiner der vier bearbeiteten Formen vorkommen, wenn wir davon absehen, einfache Binnenkörperauflösungen im Befruchtungskern als Reduktionsvorgänge anzusehen. Die lückenlose Aufeinanderfolge einer großen Reihe von Stadien in einem sehr großen Material bürgt uns dafür.

Es wäre ja im höchsten Grade auffällig, wenn gerade diese Stadien, die nach Jollos an Deutlichkeit ja nichts zu wünschen übrig lassen, so selten sein sollten, daß wir sie bei vier genau untersuchten Arten nicht zu Gesicht bekommen haben sollten. Es ist übrigens darauf aufmerksam zu machen, daß schon zwischen der ersten gemeinsamen Mitteilung Schaudinn's und Siedlecki's und der endgültigen Arbeit Siedlecki's Widersprüche vorhanden sind: in ersterer finden sich Abbildungen, die Ausstoßungen erheblicher Mengen von chromatischer Substanz aus der Zelle darstellen, in letzterer werden nur einige chromatische Körnchen im Plasma neben dem Befruchtungskern abgebildet. Es ist anderen Untersuchern übrigens ebenso gegangen wie uns: bei *Orcheobius,* einer *Adeleide,* ist nach Schuberg und Kunze sicher auch keine Reduktion

[1]) Erschienen im Zool. Anz., Bd. 39, 1912, S. 609.

vorhanden. In der Tat sind die Angaben von Schaudinn und Siedlecki bisher überhaupt noch nicht bestätigt worden: denn auch die Reduktionsmethoden von Jollos und Chagas, die ihre Befunde gegenseitig zu stützen suchen, sind ganz anders geartet als die von den ersteren Forschern behaupteten.

Ich schließe damit meine Ausführungen und glaube gezeigt zu haben, daß bei einer so viel untersuchten und so leicht zugänglichen Gruppe, wie die Coccidien es sind, doch noch recht viel Probleme zu lösen waren und weiterhin sein werden.

Diskussion:

Herr Prof. Hartmann (Berlin),
Herr Prof. Schuberg (Berlin-Lichterfelde).

Herr Prof. F. A. M. W. Gebhardt (Halle):

Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge im Kolloiden.

(Mit 32 Textfiguren.)

Da es mir bei der Kürze der mir zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich sein wird, das Verhältnis des Ihnen von mir heute zu bietenden Neuen zu dem bereits anerkannten Alterworbenen auf dem Gebiete unserer Kenntnis von den Pigmenten in allen Punkten ausreichend zu beleuchten, so möchte ich gleich von vornherein betonen, daß ich nicht gekommen bin, zu trennen und zu zerstören, sondern daß ich im Gegenteil hoffe, durch die gleich zu besprechenden neuen Gesichtspunkte vielen heute ganz verbindungslos dastehenden Ansichten zum gegenseitigen Anschluß zu verhelfen, insbesondere auch durch die neugewonnene Erkenntnis ein weiteres Scherflein zur Annäherung und gemeinsamen gedeihlichen Weiterarbeit der entwicklungsmechanischen (Roux) und der phylogenetischen Forschungsrichtung beizutragen.

Ich möchte gleich eingangs bemerken, daß ich das gesamte chemische Versuchsmaterial, von dem ich mir erlauben werde, Ihnen einige besonders charakteristische Platten nachher zu demonstrieren, ebenso wie eine ununterbrochen genossene Unterstützung durch persönliche und schriftliche Information über die meisten wichtigen Punkte des chemischen Teils meiner Arbeit Herrn Raphael Eduard Liesegang in Frankfurt a. M. verdanke. Es wird die Beweiskraft der ihnen vorzuführenden Versuche sicher nicht vermindern, wenn

ich Ihnen verrate, daß dieselben großenteils unter ganz anderen Gesichtspunkten, nämlich anläßlich der Schaffung der Liesegang'schen Achattheorie angestellt sind, so daß irgendein beim Versuch wirksamer Einfluß des Gehofften auf das Versuchsresultat hier von vornherein ausgeschlossen erscheint.

Ich knüpfe sowohl in morphologischer wie in chemischer Beziehung an die letzten Errungenschaften der Pigmentlehre an, es möge mir aber bei der notgedrungenen Kürze der heutigen Darstellung ein Eingehen auf die sehr umfangreiche einschlägige Literatur bis zu einer späteren Gelegenheit gestundet werden. Ich begnüge mich mit einer ganz kurzen, wie ich hoffe genügend objektiven Darstellung der Sachlage.

Da scheint sich mir zunächst als chemisches Fazit der letzten Arbeiten zu ergeben, daß bei der Pigmentbildung mindestens drei Faktoren unter allen Umständen zu berücksichtigen sind: 1. eine geeignete Substanz, welche gewissermaßen als causa materialis immer vorhanden sein muß, wo Pigment gebildet werden soll, das Chromogen, welches durch chemische Einwirkungen einfacherer Art, wohl meist Oxydationen, in Pigment überführbar ist; 2. eine Substanz, welche die Rolle des Sauerstoffüberträgers spielt, die Oxydase; sie kann meiner Meinung nach sehr wesentlich unterstützt, wenn nicht gar ersetzt werden durch feine Verteilung des Chromogens auf einer durch weitgehende Gliederung sehr vergrößerten Oberfläche; 3. endlich der oxydierende Körper selbst, sei es direkt Sauerstoff oder eine leicht Sauerstoff (in statu nascendi!) abgebende Verbindung.

Als morphologisches Fazit ist bezüglich der Pigmentverteilung wohl das wichtigste die in letzter Zeit immer mehr hervortretende Übereinstimmung in der Ansicht, daß die Rippen der Flügel hier den wichtigsten phylogenetischen Anhaltspunkt darstellen.

Als Folgerung ergibt sich aus dieser Sachlage mit Notwendigkeit etwas, was leider bei sehr vielen Detailuntersuchungen auch auf entwicklungsmechanischer Seite außer acht gelassen wird: daß wir nämlich in dem jeweils wirklich vorhandenen Pigment nur das augenblicklich erreichte Wirkungsresultat der jeweils vorliegenden Kombination aller dieser Faktoren vor uns haben, und daß nachträgliche Transporte dieses fertigen Pigmentes nur ganz ausnahmsweise einen erheblichen ursächlichen Anteil an der für die Art charakteristischen Pigmentverteilung haben können, daß sie vielmehr im Gegenteil gewöhnlich eine Störung des ursprünglichen Verteilungsplanes darstellen dürften. Vielleicht lohnte es sich, auch

die interessanten Pigmentüberwanderungen in den künstlich aus verschiedenen Arten vereinigten Amphibienlarven (Born, Spemann, Braus) einmal unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten.

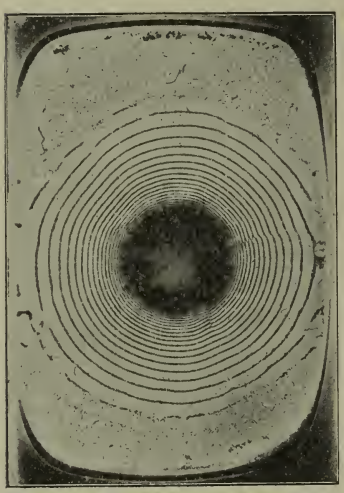
Gehen wir vom Morphologischen aus, so herrscht dort die Vorstellung, die auch ohne weiteres zur Aufstellung phylogenetischer Reihen geführt hat (van Bemmelen), daß das Pigment in den Schmetterlingsflügel in mehr oder weniger fertigem Zustande durch die Rippen eingeführt wird. Die Binden entstehen nach dieser Vorstellung durch das Zusammenfließen von so zunächst erzeugten Flecken. Bei der ohne weiteres durch Beobachtung zu erhebenden oft vorhandenen rhythmischen Wiederholung der Binden, bei deren oft schnurgradem oder sonst auffälligem Verlauf, bei ihrem oft vorhandenen Funktionieren als Trennungslinien ganz verschieden pigmentierter und gezeichneter Flügelgebiete muß man dann die weitere Annahme besonderer lokaler Gesetze für den Auslaß des Pigmentes aus den Adern und seine Weiterverbreitung machen, wobei die gelegentlich augenscheinliche völlige Unabhängigkeit der Zeichnungen von dem Aderverlauf ein besonderes vererbtes, von diesem Aderverlauf unabhängiges Verteilungsgesetz involvieren würde, dem sich die Verteilung der Auslaßstellen in den Adern unterordnet.

Gegenüber dieser Schwierigkeit ergibt eine vorurteilsfreie Betrachtung der überraschend regelmäßig bei allen Lepidopterentypen immer wiederkehrenden Hauptzüge, daß außer der zweifellos vorhandenen, phylogenetisch direkt wichtigsten Beeinflussung der Flügelzeichnung durch die Rippen auch von ganz anderen Faktoren abhängige lokale epigenetische Regulationsvorgänge die Verteilung des Zwischenrippenpigmentes mit Wahrscheinlichkeit bewirken, die sich bei dem komplizierten Zustandekommen des schließlichen Pigments eigentlich von selbst aufdrängen.

Was unseren Vorstellungen von einer wenigstens teilweise epigenetischen Bedingtheit aller komplizierten, speziell auch rhythmisch wiederkehrenden Lokalisationen immer im Wege gestanden hat, war der Mangel an Beobachtungen über rein mechanistisches Erzeugen von auffälligen morphologischen Verteilungsphänomenen bei einfachen chemischen Reaktionen. Hier ist mit einem Schlage durch die Liesegang'schen Niederschlagsphänomene in Gelen Abhilfe geschaffen worden. Es ist deshalb unumgänglich notwendig, Sie einen kurzen Blick auf einige derartige hier interessierende Erscheinungen tun zu lassen.

Ich beginne mit der Erzeugung von rhythmischen Erscheinungen. Ich gebe dabei hier wie im folgenden die Erscheinungen so, wie

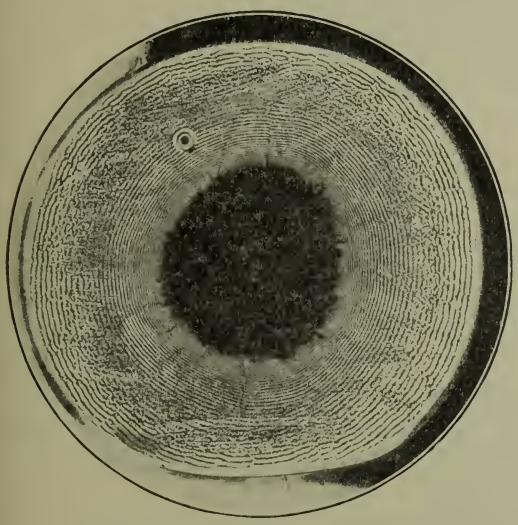
sie sich in den von Liesegang erhaltenen Niederschlägen in Gelen ergeben haben. Wie ich bereits oben bemerkte, sind diese Versuche sämtlich von ganz anderen Gesichtspunkten als den hier verfolgten angestellt, so daß wohl jede subjektive Beeinflussung ausgeschlossen erscheint, wie groß auch ihre morphologische Übereinstimmung mit den hier betrachteten natürlichen Objekten sein mag. — Lasse ich zwei Lösungen von aufeinander wirkenden Salzen direkt zusammentreffen, so wird dabei ein amorpher oder kristallinischer Niederschlag entstehen, über dessen räumliche Verteilung und Anordnung aber zunächst noch nichts ausgesagt ist. Bringe ich die eine Lösung vorsichtig als Tropfen in die andere, so entsteht, wie längst bekannt, unter gewissen Verhältnissen allerdings etwas „Morphologisches", nämlich eine sogenannte Traube'sche Membran, d. h. eine Niederschlagsmembran an der Grenze zwischen den beiden Flüssigkeiten, welche den freien Austausch der Bestandteile verzögert und den Tropfen sogar wieder unter gewissen Bedingungen, nämlich wenn die osmotische Valenz im Innern der Membran größer ist wie außen, zu einem demonstrativ viel verwendeten, allerdings sehr oberflächlichen Analogon der wachsenden Zelle werden läßt. — Sehr viel bestimmtere Gestaltungen entstehen aber, wenn die beiden verwendeten Salze unter Mitwirkung eines kolloiden Vehikels aufeinander einwirken.



Figur 1.

Setzt man z. B. einen Tropfen Silbernitratlösung auf eine frisch gegossene, erstarrte, gechromte Gelatineplatte, so findet im Laufe einer Anzahl von Stunden bzw. Tagen auch hier die chemische Umsetzung unter Entstehung eines braunroten bis schwarzen Silberchromsalzes statt, aber unter höchst auffallenden morphologischen Erscheinungen. Es entstehen nämlich eine größere oder geringere Anzahl Ringe um den ursprünglichen Tropfen herum, welche abwechselnd durch Zonen maximalen und minimalen Niederschlages hervorgerufen sind. Bezüglich der Theorie dieser Erscheinungen möge man die Originalarbeiten einsehen; in dieser kurzen Mitteilung soll darauf nicht eingegangen werden. Diese Ringe sind in Zahl, Breite, Weite der Ausbreitung, selbst gelegentlich in

gestaltlichen Merkmalen fallweise je nach den vorhandenen besonderen Bedingungen außerordentlich verschieden; auf einige dieser Punkte kommen wir gleich weiter unten noch etwas ausführlicher zu sprechen. Wir konstatieren hier nur zunächst das Vorhandensein von Unterschieden an den Figuren 1, 2, 4, 5, die photographisch, also unter voller Wahrung der relativen Proportionen gegeben sind. So vermögen wir ganz allgemein zunächst ganz verschiedene Intervallgrößen zwischen den einzelnen entstehenden Niederschlagsringen in verschiedenen Fällen zu konstatieren. Dabei ist auch in jedem einzelnen Falle die Größe keines-

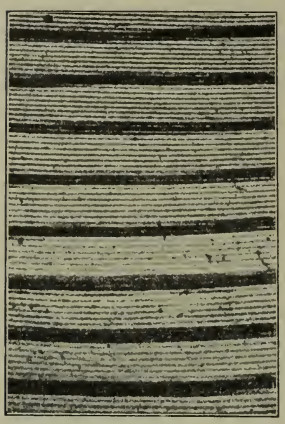


Figur 2.

Figur 3.

wegs konstant; gewöhnlich nehmen die Perioden des Niederschlagsrhythmus vom Zentrum des Ringsystems aus zu, die Figuren 9 u. 10 bilden nur scheinbare Ausnahmen. Daneben kommen Systeme vor, bei denen mediale, intermediäre oder äußere Zonen auch ganz ohne makroskopisch deutliche Ringbildung vorhanden sind. Besonders mit ringfreien medialen, um den aufgesetzten Tropfen unmittelbar gelegenen Zonen haben wir es öfter zu tun, im Zusammenhang mit der nach Liesegang unter gewissen Bedingungen regelmäßigen Erscheinung, daß erst nach einem erheblicheren Vordringen peripheriewärts die regelmäßige rhythmische Wirkung deutlich wird (Fig. 3). Endlich können sich auch verschiedene Ringsysteme, zunächst von demselben Zentrum ausgehend, miteinander kombinieren oder miteinander interferieren. Dies z. B. dadurch, daß der makroskopisch gut sichtbare rhythmische Niederschlagsring des Silberchromsalzes kombiniert ist mit sehr viel feineren und dichteren Chlorsilber-

niederschlagsringen (wenn die Gelatine kochsalzhaltig war), die bei gleichem Zentrum gewissermaßen eine feinere Unterteilung der durch die groben Ringe gegebenen Raumeinteilung darstellen (Fig. 4). Denn es gelingt unter gewissen Bedingungen mit sehr verschiedenen Substanzen, unsere rhythmischen Niederschläge zu erhalten und solche verschieden feine Rhythmen wie im vorliegenden Falle zu kombinieren. Die geringe Dickenausdehnung der Gelatine spielt hier durchaus nicht die Rolle eines Hindernisses, läßt vielmehr morphologische Erscheinungen, wie die hier besprochenen, in verschiedenen Etagen übereinander zu, wie aus anderen Liesegang-schen Versuchen hervorgeht.



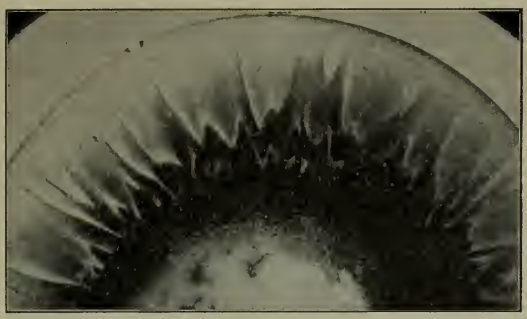
Figur 4.

Erwähnten wir vorhin bereits den häufigen weiten Transport der Agentien nach außen, ehe die typische rhythmische Wirkung eintritt (wofür die Liesegang-schen Interferenzringe aus phosphorsaurem Kalk ein regelmäßiges und wohl das schönste Beispiel darbieten), so ist davon streng eine andere, zunächst noch merkwürdigere Erscheinung zu unterscheiden, welche durch Fig. 5 illustriert wird, nämlich eine wirk-

Figur 5.

liche Fernwirkung der rhythmischen Niederschläge nach außen bis weit über die Niederschlagsgrenze der wirksamen Substanzen hinaus. Es gelang nämlich Liesegang der Nachweis (vgl. Fig. 5), daß auch jenseits dieser Grenze der Wassergehalt bzw. der Bestand

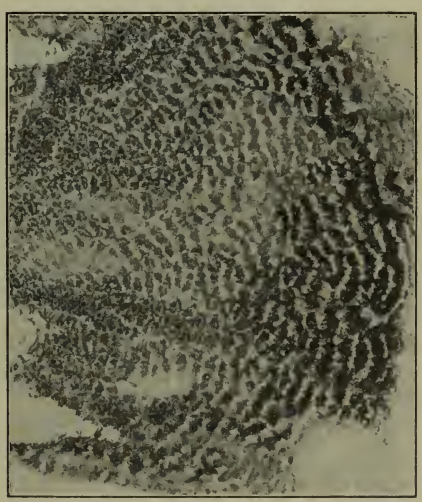
der noch intakten einen Reaktionssubstanz in der Gelatine rhythmische Abstufungen aufweist, die in den Schattierungen („Eichungen“)



Figur 6.

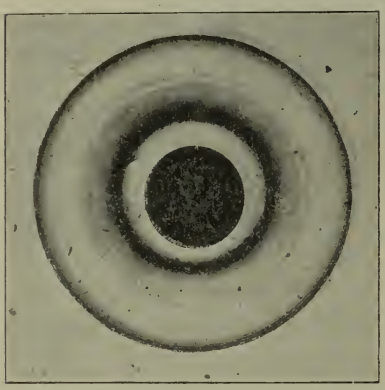
der Fig. 5 sich ausprägen und die wohl auf rhythmischer Verbrauchsströmung beruhen.

Daß zu dem Zustandekommen der rhythmischen Niederschläge übrigens die ganz rundum geschlossene Ringform nicht erforderlich ist, geht aus sektorweiser Ausbildung der Ringe hervor, wie wir ihr gelegentlich und unter bestimmten Bedingungen weiter unten noch mehrfach begegnen werden (Fig. 15). Bisweilen entstehen durch radiäre, verschieden weit peripheriewärts sich fortpflanzende Störungen namentlich in feinen Ringsystemen eigentümlich „geflammte“ Zeichnungen, wofür ich ein sehr schönes Beispiel in einer Liesegang'schen Chlorsilberniederschlagsplatte besitze (Fig. 6 u. 28). Eine andere sehr häufige Störung auch der nur ein Zentrum besitzenden Ringsysteme ergibt stellenweise christbaumkettenähnliche Zeichnungen nach dem Schema Fig. 16, rechts. Es ist streng genommen nur ein Schritt von diesen zum Verständnis der gelegentlich auch schon bei monozentrischen Ringsystemen auftretenden.



Figur 7.

Spiralen, die in sehr verschiedener Form und unter verschiedenen Bedingungen, aber besonders bei gegenseitiger Einwirkung mehrerer Systeme aufeinander zur Beobachtung kommen. Wie leicht überhaupt konzentrisch rhythmische Vorgänge in auffallende andere Zeichnungsarten halbregelmäßiger Art übergeführt werden können, zeigt die Fig. 7, ein Bild einer leicht gestörten konzentrisch rhythmischen Sphäro-Kristallisation (Eisblumen) in mit Ruß versetzter Gelatine (Liesegang), welches für zahlreiche Pigmentverteilungen auf Schmetterlingsflügeln und am Vogelgefieder interessant sein dürfte. Endlich gelingt es, wie mir scheint, besonders mit sehr kleinen Tropfen, ein Reaktionsbild zu erzeugen, welches statt der vielen scharf konturierten dichten Niederschlagsringe scheinbar nur einige wenige sanft getönte (kolloider Zustand des Salzes statt Ausflockung) breitere Ringe aufweist, die sich teils mit scharfen Konturen gegeneinander oder gegen das Zentrum absetzen, teils auch dabei allmähliche Übergänge und Schattierungen aufweisen, ganz außen endlich feine konzentrische Ringe zeigen (vgl. Fig. 8).



Figur 8.

Ganz besonders in dieser letzterwähnten Form der Ringbildung erscheint ein augenfälliges Analogon mit den Augenflecken der Schmetterlinge und mancher Federn (Pfau) gegeben, wenn auch bei diesen natürlichen Bildungen in andern Fällen die zahlreichen schärfer begrenzten Ringe durchaus nicht fehlen. Über die Berechtigung dieses Vergleiches und anderer siehe weiter unten!

Es gibt nämlich noch eine ganze Reihe anderer interessanter morphologischer Erscheinungen, welche für derartige Vergleiche herangezogen werden können, aus den Liesegang'schen Versuchen zu berichten!

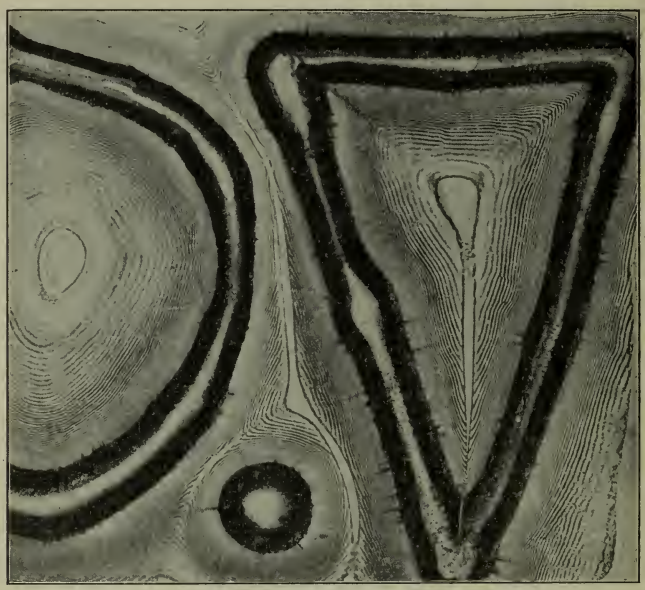
Bisher sprachen wir von Systemen mit einem runden Erregungszentrum. Man kann ja nun aber auch ebensogut, z. B. im Chromsilberversuch, das Silbernitrat in Gestalt eines längeren Striches oder beliebiger Linienfiguren dem chromierten Gelatinegrund aufsetzen (Fig. 9). In diesem Falle, den Liesegang in seiner „Achattheorie“ ausgiebig verwertet hat, entstehen die rhythmischen Niederschläge in Gestalt von Äquidistantensystemen nach innen und außen von den

Silbernitratkurven oder Polygonen. Aus diesem Verhalten ergeben sich für unsern Fall zahlreiche und teilweise sehr ins Spezielle gehende morphologische Analogien mit gewissen Bänderzeichnungen, die auf Schmetterlingsflügeln in ähnlicher rhythmischer Wiederholung und mit gesetzmäßigen Farbenänderungen auftreten. Gleichzeitig erhellt aus der Betrachtung der Fig. 10, daß auf diese Weise auch Gelegenheit zur Entstehung von Augenflecken durch zentralwärts gerichtetes Fortschreiten der rhythmischen Niederschläge gegeben

Figur 9.

ist, wie wir solche Entstehung gelegentlich für das natürliche Objekt anzunehmen Veranlassung haben. Unterschreiten dabei die Linien der Silbernitratfigur gewisse Winkelgrenzen, so kommt es unter gewissen Bedingungen zu einer linienförmigen, scharf begrenzten, und eventuell selbst von einem besonderen Niederschlagsaum eingefaßten Unterbrechung der zwischen ihnen liegenden Äquidistantensysteme, welche in dem Winkel selbst ihren Anfang nimmt und bei graden Erzeugungs-(Silbernitrat-)Linien gradlinig, bei gekrümmten mit mittlerer Krümmung (vgl. Celerio, Fig. 25 d) verlaufend annähernd die zugehörige Winkelhalbierende darstellt.

Wir kommen auf diese Erscheinung, die in Achaten als sogenannte „Einlässe“ natürlich auftritt, weiter unten noch zurück. Sie bildet u. a. auch eine einfache Analogieerklärung für gewisse recht auffällige Mimikryerscheinungen (stets genaues Hineintreffen des „Blattstiel“-Streifens, z. B. in den Schwanzanhang des Unterflügels, in die scharfe Spitze des Vorderflügels bei *Callima inachis* und anderen Formen (vgl. Fig. 11) usw.). Bei weniger spitzem Vereinigungswinkel der erzeugenden Silbernitratlinien entstehen

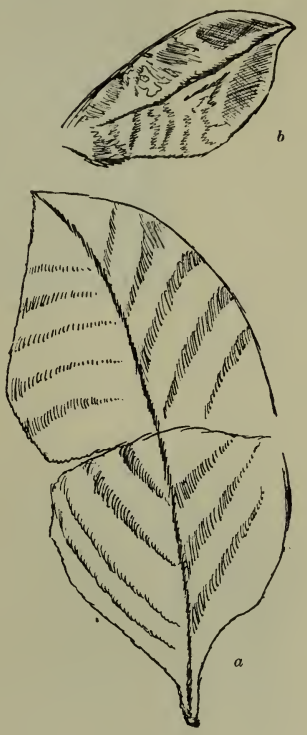


Figur 10.

zwischen ihnen kurvig gekrümmte Äquidistantensysteme, welche für die Entstehung ähnlicher Flügelrandzeichnungen (Gabelschwanz u. v. a.) wichtig erscheinen (vgl. die Fig. 12 u. a.).

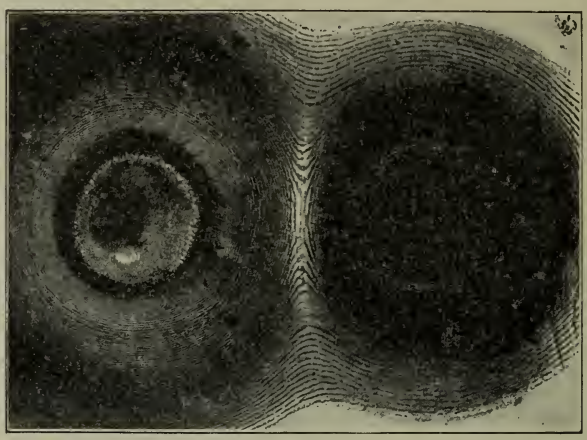
Strenggenommen führen diese Erscheinungen unmittelbar zu denjenigen über, welche sich bei der gegenseitigen Beeinflussung zweier oder mehrerer konzentrischer Ringsysteme ergeben. Dabei können im übrigen außerordentlich verschiedene Ergebnisse je nach der Versuchsanordnung erhalten werden. Schon Leduc hat gezeigt, daß zwischen zwei gleichartigen sich ausbreitenden Tropfen Abstoßungserscheinungen, zwischen zwei aufeinander reagierenden Lösungen im Gegenteil Anziehungsphänomene auftreten. Die Liesegang'schen Versuche zeigen außer einer Bestätigung dieses

allgemeineren Gesetzes in geeigneten Fällen aber auch noch mehr interessante morphologische Details. Bleiben wir vorläufig beim Silberchromatversuch, und betrachten wir die gegenseitige Einwirkung zweier wie oben erzeugter konzentrischer Ringsysteme aufeinander, so sehen wir selbst unter dieser Einschränkung noch interessante morphologische Verschiedenheiten je nach den jeweiligen materiellen, zeitlichen und Raumverhältnissen eintreten. Die Tropfen sollen zunächst einmal gleich groß und in solcher Entfernung voneinander gleichzeitig aufgesetzt sein, daß erst nach Erzeugung einer größeren Anzahl von Ringsystemen ihre Areae zusammentreffen (Fig. 12): Wir sehen dann, daß normalerweise kein Überschneiden der Ringe eintritt, sondern daß sie zunächst unter schärfer, nachher unter sanfter gekrümmtem Kurvenverlauf, schließlich als Lemniskaten und eventuell selbst gemeinsamen Ellipsen oder Ei-Kurven ineinander übergehen, ganz ähnlich, wie die Kurven auf Achsenbildern zweiachsiger Kristalle, wie denn ja auch in der Tat für beide Erscheinungen offenbar ähnliche mathematisch-physikalische Bedingungen vorliegen. Damit zeigt sich eine auffällige Ähnlichkeit der Form der rhythmischen Niederschläge mit den Niveaulinien in Kraftliniensystemen, auf welche hier noch nicht näher eingegangen werden soll. Jedenfalls ist ein überraschend ähnlicher Linienverlauf (auch die quantitativen Unterschiede ließen sich durch geeignete Versuchsanordnung überbrücken) auf der Unterseite der Hinterflügel von *Katagramma*-Arten zu beobachten. Die Fig. 13 a, b zeigt das wohl besser als viele Worte. Durch reihenweises Nebeneinander von mehreren Zentren unter annähernd gleichen Verhältnissen, wie die eben betrachteten zwei sie aufweisen, erhält man wieder leicht die kombinierten Flecken und Bindenzeichnungen, wie sie sich im Anschluß an multiple Flecke und Augenflecke so häufig in den Flügeln der verschiedensten Schmetterlingsgruppen vorfinden, in weitgehender Analogie aller denkbaren Formen (Fig. 15, 16).



Figur 11.
a Unterseite von *Callima Inachis*.
b Oberseite des Vorderflügels von *Phyllodes conspicillatus*.

Einige besondere Eigenschaften solcher Zeichnungen, die hierbei noch nicht erwähnt sind, ergeben sich gleich etwas weiter unten.



Figur 12.

Gehen wir wieder fürs erste auf die Zweizahl der Erregungszentra zurück, so kann offenbar trotz deren Gleichartigkeit doch eine sehr verschieden große Intensität der Wirkung oder überhaupt verschiedene Größe des erregenden Tropfens vorhanden sein. Auch die anfängliche

Figur 13.

a Nähe der Tropfen und die Zeit des Aktionsbeginns jedes einzelnen spielt hier eine große Rolle. Aus der Fülle der verschiedenen möglichen Folgen hier nur einige Beispiele. Die Tropfen sind so nahe, daß sie einfach konfluieren:

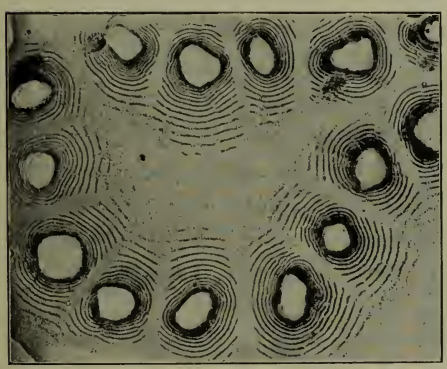
b Umhüllung des so entstehenden oblongen Zentrums durch gemeinsame Niederschlagskurven, welche nach außen hin immer mehr der Kreisform sich annähern (schon mathematisch durch das Äquidistantenverhalten gegeben). — Ur-

c sprüngliche Tropfenentfernung etwas größer: Es kommt zwischen den Tropfen zur Ausbildung einer mehr oder weniger scharf begrenzten, häufig wie eingeschnitten erscheinenden spindelförmigen,

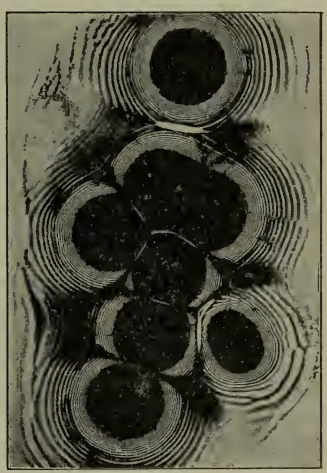
mit ihrer Längsachse auf der Verbindungslinie der Tropfenzentra senkrechten Trennungszone völliger Niederschlagsfreiheit (Fig. 14). (Bei mehreren Zentren unter ähnlichen Bedingungen entstehen so ganz scharf voneinander abgegrenzte und je nach Umständen ge-

Figur 14.

meinsam oder einzeln (oder beides) rhythmisch umringte polygonale Zentralflecken, eröffnen sich also wiederum zahlreiche neue Möglichkeiten für morphologische Analogien der Entstehung komplizierter Zeichnungen aus verhältnismäßig wenigen und einfachen Bedingungen, um so mehr, als dabei auch die zusammentreffenden Ringe Ketten, Spiralen u. a. m. bilden können (vgl. Fig. 15 u. 16).



Figur 15.



Figur 16.

Die scharfe Trennungszone zwischen gleichartigen Erregungszentren ist eigentlich nur ein besonders prägnanter Ausdruck für eine ganze Gruppe morphologisch und ursächlich verwandter Erscheinungen unter ähnlichen Bedingungen. Hierher gehören die oben erwähnten Einläufe, überhaupt alle linienförmigen nieder-

schlagfreien Zonen an der Treffgrenze von progressiven Niederschlagsgebieten (Fig. 9, 10). (So erklären sich die dem Rande der Flügel parallelen oder die ebenso bei den verschiedensten Schmetterlingsformen mit erstaunlicher Regelmäßigkeit immer wieder auftretenden Schrägstreifen aus der Vorderflügelspitze nach der Mitte des Hinterrandes (Innenrandes, vgl. unten), und die analogen Streifungen der Hinterflügel. Die morphologische Analogie mit den Liesegang'schen Niederschlägen in Colloiden läßt sie nach Form und Lage eben einfach als eine Funktion von Lage und gegenseitiger Wirkungsweise der Erregungszentren auffassen, die ihrerseits durch die Flügelform und den Aderverlauf (einen phylogenetischen Faktor also) weitgehend bestimmt sind, vgl. unten. Bei aufeinander reagierenden, nicht gleichartigen Zentren können sie statt durch Linien heller oder geringer Pigmentierung im Gegenteil durch solche intensiver Pigmentierung vertreten sein, vgl. unten.)

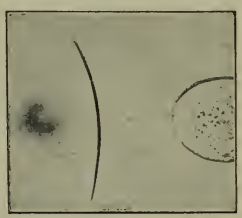
Ist ein ganz kleines gleichartiges Erregungszentrum innerhalb eines Gebietes konzentrischer Niederschläge vorhanden, so erreichen es die Niederschläge nicht, sondern es zeigt sich von einem eigenen hellen, niederschlagsfreien, kreisförmigen Hof umgeben. Die großen Niederschlagskreise zeigen sich durch diesen lokal unterbrochen. Bisweilen umgibt den hellen Hof eine mit ihnen zusammenhängende schmale Zone dichten Niederschlages (Fig. 2 u. 9). (Man denkt hierbei unwillkürlich an die zahllosen Beispiele von Augenflecken, welche sich von einer gleich gefärbten Umgebung durch eine helle Linie scharf absetzen, die ihrerseits auch durch eine besonders intensiv pigmentierte noch wieder abgesetzt sein kann.)

Setzt man statt des kleinen Zentrums in einem Gebiet konzentrischer Verbreitung einen radiären Strich gleichartiger Beschaffenheit mit dem andern Zentrum, so entstehen Verhältnisse wie am Rande vieler Tagfalterflügel, an dem sich pigmentierte Rippen durch helle oder gar durchsichtige Zwischenzonen von dem gleich pigmentierten Zwischenrippengebiet absetzen, wofür sich beliebig viele schöne Beispiele anführen lassen (besonders schöne bieten die großen Papilioniden, besonders auch Ornithopteren) (Fig. 31). Auch hier ist eine Art Prohibitiv- oder Hofbildungswirkung zwischen den gleichartigen Reaktionsgebieten anscheinend vorhanden.

Sehen wir uns nun die Verhältnisse bei positiv aufeinander reagierenden multiplen Diffusionszentren an. Wir brauchen dazu nur die aufeinander reagierenden Lösungen, das Silbernitrat einerseits, das Chromsalz oder das Chlornatrium andererseits in getrennten

Tropfen auf eine gewöhnliche Gelatineplatte aufzusetzen. (Genau so könnten wir nach Liesegang'schem Vorgange beliebig andere aufeinander mit Niederschlagsbildung reagierende Substanzen verwenden.) Wir sehen dann an der Stelle des Zusammentreffens der beiden in der Gelatine weiter diffundierenden Lösungen den ersten Niederschlag auftreten, natürlich am weitesten entfernt von dem mit der schnell diffundierenden Lösung ausgestatteten Zentrum. Je nach Art des Versuches kommt es jetzt zu einer feinen scharfen Linie, gerade (Fig. 17) bei gleicher Größe der Zentren und gleicher Diffusionsgeschwindigkeit oder konkav gekrümmt (Fig. 18) gegen die intensiver vorschreitende Substanz hin, oder es entstehen spindelförmige (Fig. 17, 19) scharf umgrenzte Niederschlagsgebiete mit gleich oder nach der weniger intensiven Seite stärker gekrümmten Grenzen, oder auch hier entstehen durch rhythmischen Niederschlag Ringe oder doch rhythmisch sich wiederholende, oft anastomosierende Linien mit wechselnden Krümmungsverhältnissen, immerhin aber überwiegender Konkavität nach dem intensiver wirksamen Diffusionszentrum hin (Fig. 20). (Es erhellt, daß auch in diesem Verhalten eine Reihe Möglichkeiten für eine einfachere Erklärung gewisser Flügelzeichnungen enthalten sind, für die oben bereits erwähnte Entstehung scharfer, intensiv pigmentierter Linien zwischen verschiedenen Flügelgebieten, für deren häufig zu beobachtende rhythmische Wiederholung, für ihre scharfe Lokalisation usw.).

Figur 17.



Figur 18.

Durch multiple Verwendung und durch Kombination aller der hier herausgegriffenen, rein mechanistisch zu erzeugenden morphologischen Vorgänge, auf die ich in der ausführlichen Veröffentlichung noch etwas weiter einzugehen beabsichtige, ist es nun, wie mir eine Durchsicht eines möglichst vielseitigen Lepidopterenmaterials gezeigt hat, mit leichter Mühe möglich, zu einem mehr generellen Verständnis der auf den ersten Blick so unendlich erscheinenden Mannigfaltigkeit in der Färbung und Zeichnung zu gelangen. Ich glaube sogar mit einer gewissen Berechtigung, nicht unerhebliche

Erleichterungen für die Systematik aus meiner Auffassung erwarten zu dürfen, da sie unter Umständen gestattet, die wichtigeren phylogenetischen Merkmale von den unwichtigeren sekundären Erscheinungen der speziellen Form, der Art, des Geschlechts, des Individuums, der Ober- und Unterseite usw. zu trennen. Es kann mir aber bei der Kürze der verfügbaren Zeit billig nicht zugemutet werden, schon heute hierauf, wie auf viele andere sich aufdrängende neue Gesichtspunkte näher einzu-

Figur 19.

Figur 20.

gehen. Nur zweierlei möchte ich schon heute erreichen: erstens Ihre Überzeugtheit von der Berechtigung, den von mir angeregten Gesichtspunkt mechanistischer Bedingtheit komplizierter Lokalisationen auf den Schmetterlingsflügel gerade anzuwenden, zweitens aber einen wenigstens unvollkommenen Begriff von der Erleichterung des Verständnisses selbst sehr komplizierter Zeichnungen durch die Annahme analoger Reaktionvorgänge bei der Pigmenterzeugung und Verteilung im natürlichen Objekt zu geben. Speziell ergibt sich eine erheblich einfachere Vorstellungsmöglichkeit für das Zustandekommen der so viel umstrittenen Mimikryerscheinungen.

Zur Zeit der Entstehung der Flügelzeichnung, also während der Puppenruhe, stellt der Schmetterlingsflügel in letzter Linie eine dünne Lage von Colloiden zwischen zwei wohl im wesentlichen

als indifferent anzusehenden Chitinplatten dar. Die Zellgrenzen spielen, was auffällig erscheinen könnte, für unsere Betrachtung keine Rolle. Ja, es ist sogar eine diesbezügliche falsche Fragestellung, welche uns bisher verhindert hat, bei der Lösung des Pigmentlokalisationsproblems weiter zu kommen. Die Sache liegt so: Solange wir nach einem Hintransportieren des fertigen Pigmentes an den ihm durch die typische Artzeichnung vorgeschriebenen Ort oder nach seiner Entstehung an diesem Orte selber fragen, legen wir dieser Frage schon eine durch neuere Untersuchungen als einseitig und unrichtig nachgewiesene Voraussetzung zugrunde, nämlich die Annahme zeitlich getrennter Entstehungs- und Lokalisationsfaktoren für das verwendete Pigment. Das hat die weitere Annahme außerordentlich spezialisierter Lokalisationsfaktoren zur unabweisbar nötigen Folge, die zudem bei ganz nahe verwandten Arten ganz erheblich wechseln müßten. Das gilt nicht nur vom Schmetterlingsflügel, sondern auch von der Zeichnung der Haare und Haartiere, der Federn, der Conchylienschalen, der Fischhäute u. v. a. m.[1]). Nach den Erfahrungen der neueren chemischen Untersuchungen über das Zustandekommen der Pigmente und an der Hand der Liesegang'schen Niederschlagserscheinungen in Colloiden dürfen wir aber aus der Erkenntnis der mehrfachen Pigmentfaktoren und der Betrachtung sehr auffallender mechanistischer Lokalisierungserscheinungen von Niederschlägen in Gelen mit Sicherheit soviel aussprechen, daß verhältnismäßig wenige phylogenetisch bedingte Voraussetzungen für die Entstehungs- bzw. Abgabe- oder Aufnahmestellen von Chromogen, Oxydase und Sauerstoff sowie bezüglich der Quantität der drei und der Qualität der beiden ersten Faktoren genügen, um durch gegenseitige Beeinflussung der verschiedenen Erregungszentra in der Art der oben geschilderten Vorgänge in den Liesegang'schen Platten selbst sehr komplizierte Zeichnungen gewissermaßen automatisch zustandekommen zu lassen. Vorher mußten wir notgedrungen eine erbliche Rollenverteilung an die einzelnen Zellen für die Zeichnungsentstehung annehmen; diese unvorstellbare Annahme ist jetzt weder nötig noch möglich; es sind von Zellgrenzen unabhängige Bahnen und Verhältnisse, welche die Pigmentfaktorenverteilung besorgen: die Lage zu den Adern und deren Abgabestellen, die Zugänglichkeit für Sauerstoff, die relativen Entfernungen der Erregungszentren usw. usw. Es ist ja

[1]) Die Zeichnungen der Haare und Federn will Herr cand. phil. Kniesche hier auf meine Veranlassung noch näher unter ähnlichen Gesichtspunkten untersuchen.

auch schon früheren Untersuchern aufgefallen, daß bald mehr, bald weniger Zellen sich an der Bildung eines bestimmten Fleckchens beteiligen!! Wie befriedigend einfach aber wird erst die Auffassung der oft auf den ersten Blick großen Artunterschiede, die sich jetzt ohne Annahme vieler differenter Lokalisationsfaktoren einfach durch geringe quantitative Variationen der der ganzen Verwandtschaft eigentümlichen Bedingungen: Zahl und Lage, wahrscheinlich auch zeitliches Verhältnis im Inaktiontreten der verschiedenen Zentra, geringe qualitative und quantitative Differenzen der abgegebenen Pigmentfaktoren und des aufgenommenen Oxydationsmittels, erklärt. Es ist ohne weiteres klar, daß sich auch neue wichtige Gesichtspunkte für die Variationen und Aberrationen, sowohl natürlich vorkommende wie künstlich erzeugte ergeben, auch hier unter erheblicher Vereinfachung unserer Vorstellungen von ihrem Zustandekommen (Empfindlichkeit der Liesegang'schen Plattenphänomene gegen Temperatur u. a.). Überhaupt scheinen sich durch die hier vorgetragene Auffassung dem Experiment aussichtsvolle neue Bahnen zu eröffnen und ich hoffe zuversichtlich, daß dieselben alsbald zur Klärung mancher nach der alten Auffassung bisher bestehender Wiedersprüche führen werden.

Empfinden wir so die Befreiung von der Vorstellung einer Zelltätigkeit mit verteilten Rollen als Erleichterung, so bedarf es andererseits bei der mosaikartigen Zusammensetzung des definitiven Zeichnungsbildes aus den zellwertigen einzelnen Schuppen noch einer Vorstellungsmöglichkeit für das Zustandekommen des fast ausschließlichen Beherbergens des fertigen Pigmentes seitens dieser. Ich stehe nicht an, auch dafür physikalisch-chemische Gesichtspunkte mindestens mitverantwortlich zu machen. Es hat sich bei vielen Gelegenheiten bei den hier verwerteten und anderen Liesegang'schen Versuchen gezeigt, daß schmale Spalten und bei dreidimensionalen Versuchen die Kanten der Versuchskörper die Stellen ersten Reaktionseintrittes und besonders intensiver Reaktion sind. In unserm Falle dürfte bestimmend hinzukommen, daß ja die Verteilung in die platten, durch ihre Skulptur eine ganz enorme Aufnahmeoberfläche für den Sauerstoff darbietenden Schuppen, die sich ja auch in anderen Insektengruppen als bevorzugte Träger von Pigmentierungen darstellen, eine sehr befriedigende Erklärung für die nach van Bemmelen kurz vor dem Ausschlüpfen eintretende „Entwickelung" des jedenfalls schon vorher latent vorhandenen sekundären Teils der Flügelzeichnung darstellt. Sehr interessant erscheint mir für die Vorstellung von der Bedeutungslosigkeit der

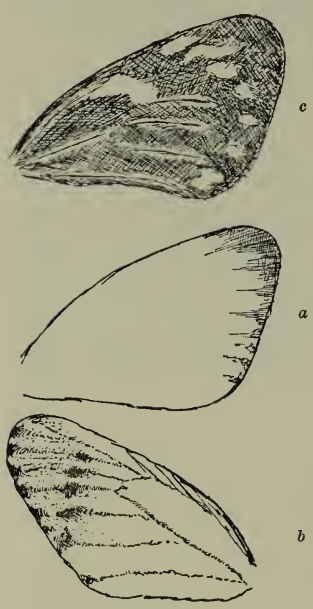
Zellgrenzen auch das von demselben beobachtete „Abfärben“ der Flügelzeichnung auf die Puppenhülle. Auf alles das soll in der ausführlichen Veröffentlichung noch näher eingegangen werden. Jedenfalls ist auch die Skulptur der Schuppen, die sich übrigens, wieder in Anlehnung an andere von Liesegang im Anschluß an Eintrocknungserscheinungen von Colloiden beobachtete Erscheinungen, auch sehr einfach als eine Schrumpfungserscheinung[1]) erklären läßt, wichtig als Ausdruck einer enormen Oberflächenvergrößerung des Flügels, wie schon die Härchen- und Schuppenbildungen überhaupt — und Härchen und Schuppen stellen ja, z. B. auch in der den Lepidopteren in Schönheit der Flügelfärbung und Zeichnung vielfach nahekommenden Gruppe der Zikaden, die Hauptträger der Pigmente dar. Hierin liegt gleichzeitig ein weiteres wichtiges Moment für das Verständnis der teilweisen Unabhängigkeit der Ober- und Unterseite!

Figur 21.

Bleibt noch die Anführung einiger weniger Stichproben zur besseren Erläuterung, wie ich mir beim natürlichen Objekt den Vorgang der Pigmentverteilung etwa vorstelle. Wählen wir zunächst eine Gruppe, bei der die phylogenetisch gegebenen Zentren für die Zeichnung recht deutlich sind! Also z. B. gewisse Pieridenarten. Wir können hier eine ganze Stufenleiter aufstellen. Neben solchen, welche rein weiße Flügelflächen und Adern aufweisen, gibt es da Arten, wie unsern Baumweißling, bei denen die Pigmentierung die Adern nicht wesentlich überschreitet, dann finden wir bei *Delias* z. B. Arten, bei denen, von den Adern offenbar ausgegangen, am äußersten Flügelrande sich Ansammlungen schwarzen Pigmentes zeigen (Fig. 22a), dann gibt es welche (*Delias hierta*), bei denen außer den Rand-

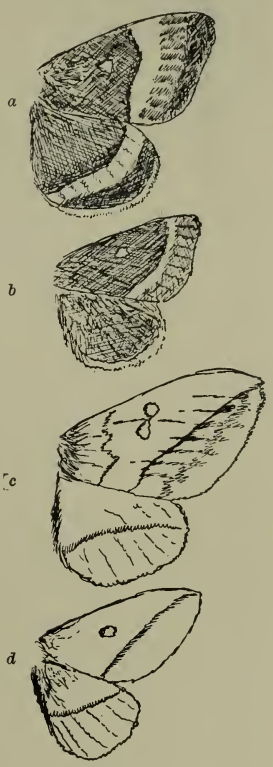
[1]) Es erscheint im übrigen als durchaus nicht ausgeschlossen, daß gewisse feine Zeichnungen, namentlich bei Geometriden, auch direkt mit den überhaupt morphologisch sehr interessanten Eintrocknungserscheinungen von Colloiden zwischen zwei undurchlässigen Deckplatten zu tun haben. Einen kleinen Ausschnitt einer derartigen Liesegang'schen Doppelplatte zeigt Fig. 21. Die gröberen schwarzen Linien sind Silberchromat-Niederschläge. Auch Interferenzfarben werden in allen Stufen der Reinheit gelegentlich durch Eintrocknen erzeugt!

erregungen noch eine die äußerste Vorderflügelecke abschneidende Reihe von Ausgangszentren schwarzen Pigmentes an den Randadern zu sehen ist (Fig. 22 b). Hier treten bereits Erscheinungen auf, welche eine auffällige Analogie mit den Liesegang'schen Platten verraten. Die schwarzen Pigmentanhäufungen, welche von benachbarten Rippen ausgehen, vereinigen sich nämlich nicht ohne weiteres, sondern genaueres Hinsehen zeigt, daß zwischen je zweien von ihnen und von den sich viel weiter an den Rippen entlang erstreckenden weniger auffälligen feineren Verteilungen von schwarzem Pigment, also immer als Grenze zwischen dem zu je einer Ader gehörigen Pigmentgebiet und dem zur benachbarten gehörigen, eine feine unpigmentierte Linie übrig geblieben ist, analog den Trennungslinien zwischen Gebieten gleicher chemischer Reaktion. Aber eine weitere Analogie besteht auch darin, daß diese Linie um so schwächer ausgeprägt erscheint, je schwächer und diffuser die ursprüngliche Pigment„emanation" stattfindet. Mit der zunehmenden Intensität und Ausbreitung der Pigmentzentren fließen diese allerdings (*Delias Descombesii*, Weibchen, Vorderflügel) gerade so zusammen, wie in zu große Nähe aufgesetzte Tropfen gleicher Reaktion dies auch tun, allein auch hier grenzen sich die zeitlich verschieden spät auftretenden Zentrenreihen (es kommen noch Zentren nach der Flügelwurzel hin und nahe dem Vorderrande hinzu) durch weiße Binden zunächst noch voneinander ab (Fig. 22 c), die in ihrer hartnäckigen Persistenz (und durchaus nicht nur bei *Pieris*-Arten) schon einer oberflächlichen Betrachtung die Lage der Hauptverteilungszentren für die Pigmentierung verraten. Derartige durch die vererbte Lage der Hauptpigmentierungszentren und durch die gegenseitige Reaktion von deren „Emanationen" entstehende Binden zeigen sich besonders häufig in folgenden Formen, und zwar bei Arten aller Schmetterlingsgruppen immer wieder: 1. eine dem Rande im wesentlichen parallele Binde, entstanden durch Reaktion des großen kombinierten Randzentrums auf das ihm entgegen diffundierende kombinierte Flügelflächenzentrum (Fig. 23 a, b), 2. eine die Vorderflügelspitze ab-



Figur 22.

schneidende, nach dieser zu häufig etwas konvexe Schrägbinde als Trennungsgebiet der aufeinander reagierenden Flügelspitzen- und Randadermittenzentren (z. B. *Danais*), 3. eine Binde, welche das Vorderrandgebiet enger oder weiter von der Vorderflügelspitze bis zur Flügelwurzel in nach hinten mehr oder weniger weit ausbiegendem Verlauf von dem übrigen Flügelgebiet abgrenzt. Sie stellt das Reaktionstrennungsgebiet zwischen dem (kombinierten) Vorderrandzentrum und den übrigen Flügelzentren dar (vgl. Fig. 24). Hierzu ist zu erinnern, daß bei den meisten Schmetterlingen sehr deutlich nach Aneignung unserer Auffassung ein entsprechendes Vorderrandgebiet in seinen Zeichnungsgesetzen sich von der übrigen Flügelfläche abhebt, teils mit, teils ohne Einschluß der häufig autonomen Mittelzelle, entsprechend einem Innengebiet des Hinterflügels, das aber häufig nicht so deutlich ist. Diese Gebietstrennung ergibt häufig einen deutlichen Knick in allen sie kreuzenden Binden und sonstigen Zeichnungen (z. B. an den medialen Vorderflügelquerbinden vieler Saturniden). 4. mehr median gelegene Querbinden als Trennungsreaktionen von der Flügelwurzel näher gelegenen, reihenweise kombinierten Pigmentierungszentren gegenüber weiter lateral gelegenen. 5. die von der Wurzel des Hinterflügels in konzentrischer Anordnung und wechselnder Anzahl als Reaktionen gegen Randzentren und umgekehrt vorkommenden Binden.



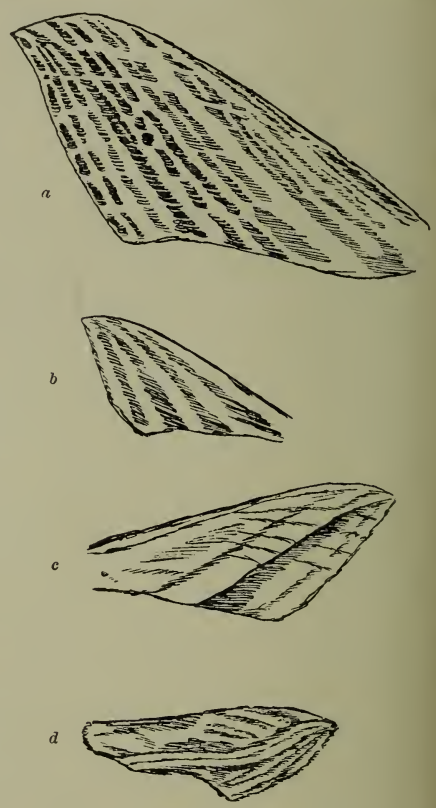
Figur 23.
a Bombyx Quercus.
b trifolii.
c potatoria.
d Clisiocampa americana.

Durch wechselnde Ausbildung der Einzelzentren entstehen daraus unzählige lokale Einzelheiten, die hier übergangen werden. Nur eine gesetzmäßige Abänderung soll wegen ihrer universellen Verbreitung gleich abgeleitet und der obigen Aufzählung als sechstens angegliedert werden: die bereits oben erwähnten häufigen Schrägstreifen aus der Flügelspitze nach etwa der Mitte des Hinterrandes der Vorderflügel und ein analoger Streif des Hinterflügels (Schema: *Gastropacha Potatoria*) (Fig. 23 c, d). Hier liegt eine Reaktion von Vorderrandzentrum auf Randzentrum bei der Schwärmer-

flügelform (Fig. 25), bei anderen gelegentlich wohl auch eine Reaktion zwischen kombinierten Vorderrand- und Wurzelgebieten einerseits und (ev. nach hinten verstärkten) Randgebieten andererseits vor. Alle diese Binden können als Pigmentierungsdefekte oder als Pigmentierungsverstärkungen auftreten, je nach der Art der sie erzeugenden Reaktionen (vgl. oben). Sie können endlich mehrfach auftreten, entweder nach Analogie der rhythmischen Niederschläge oder als rhythmische Fernwirkungserscheinung (vgl. oben) (Fig. 5, 12, 25 a). Wellungen, Zackungen, Biegungen und Knicke erklären sich teils aus Flügelflächen-Spannungserscheinungen (nach Art des Regenschirmbezuges), teilweise aus gegenseitiger Beeinflussung der teils lineären, teils punktförmigen Einzelzentren (vgl. oben).

Figur 24.

Sehr lehrreich ist ein Blick auf den Vorderflügel von *Dupo fasciatus* (Fig. 24). Wir erkennen hier gleichzeitig die Wirkung der verschiedenen Gebiete aufeinander in mehreren sich gegenseitig und den Vorderflügel durchkreuzenden Streifen. Da ist das Vorderrandgebiet gegen den ganzen übrigen Flügel durch einen bogenförmigen nach hinten konvexen Streifen abgesetzt, der sich spitzwinklig mit einem andern kreuzt, welch letzterer die Trennungszone zwischen Flügelfläche und Seitenrand darstellt, übrigens durch die mehrfache Anlage gut charakterisiert ist, während sein hinterer Abschnitt plus dem



Figur 25.

a Vorderflügeloberseite einer *Chaerocampa* sp.? (Brasilien) aus eigner Sammlung.
b *Elpenor*, Vorderflügeloberseite.
c *Alecto*, Vorderflügeloberseite.
d *Celerio*, Vorderflügeloberseite.

Spitzenteil des vorigen dem bei vielen Schwärmern so auffallend ausgeprägten und auch oft verdoppelten und rhythmisch wiederholten oben charakterisierten Schrägstreif (vgl. Fig. 25) entspricht. Dazu kommt ein Teil der als Trennungsstreifen hell gebliebenen Rippen u. a. m., so daß hier fast alle typischen Pigmentzentra in ihren gegenseitigen Wirkungen manifest werden. Ein weiteres, sehr reines Beispiel für die gelegentlich linienscharfe Absetzung der verschiedenen Flügelgebiete gegeneinander zeigt (Fig. 26) (*Philampelus Labruscae*) am Vorderflügel.

Figur 26.

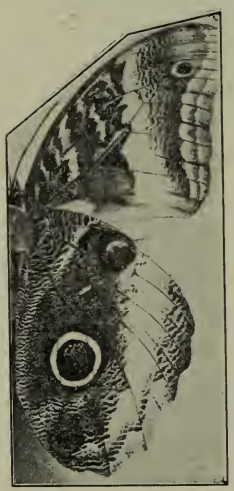
Recht gut charakterisiert ist das Wirken der automatisch entstehenden Trennungen zwischen Pigmentverbreitungsgebieten gleicher Art durch das Vorderrandgebiet der Vorderflügel vieler Papilionen. Ich greife hier *Papilio Polycestes*, ein Mitglied der afrikanischen Ginsterfauna, hellgrüne Unterfarbe mit schwarzer Zeichnung, heraus (Fig. 27b). Auf den ersten Blick scheint das Vorderrandgebiet des Vorderflügels ein gutes Beispiel für die rhythmische Pigmentverbreitung zu sein. Bei genauerem Zusehen kommt man aber zu der Überzeugung, daß hier vielmehr eine Anzahl Pigmentverbreitungszentren an den Rippen nahe dem Vorderrande gelegen sind, welche sich durch scharfe Trennungsgebiete gegenseitig in ihrer Verbreitung parallel zum Vorderrande beschränkt haben. Auch die Gestalt der hellen Streifen zwischen den schwarzen Quadraten entspricht dieser Auffassung. Ganz in derselben Weise dürften sich in der ganzen Gruppe der Arctiiden die Absetzungen der Flecke gegeneinander vollziehen. Dafür spricht der Gang der hier vorkommenden Variationen bei ein und derselben Art.

a b

Figur 27.

Es ist nun sehr interessant, daß wirklich rhythmische Pigmentverteilungen bei den Papilioniden auch deutlich vorhanden sind, sowohl feine wie grobe rhythmische Zeichnungen kommen vor. Ohne Beigabe von photographischen Abbildungen, die erst in der ausführlichen Publikation folgen sollen, hat ein näheres Eingehen

hierauf nicht viel Zweck. Ich verweise nur auf die Flügelwurzelgebiete von *Pap. Demoleon*, auf den rhythmisch quergestreiften Vorderrand vieler anderer, auf die auch in vielen anderen Beziehungen interessierenden Unterseiten vieler *Caligo*-Arten, welche gezackte Flammungen, ungestörte und gestörte rhythmische Pigmentierungen, durch hellen scharfen Streif von der identisch pigmentierten Umgebung abgesetzte Augenflecke u. a. m. aufweisen (Fig. 28). Eine andere Gruppe, die Nyctalemoniden und Uraniden, aber auch sonst viele Geometriden, weisen (*N. Menötios, Patroclus* usw., *U. fulgens, Leilus* u. a.) (Fig. 29) bald auf der Ober-, bald auf der Unterseite



Figur 28.
Caligo Achilles. Unterseite.

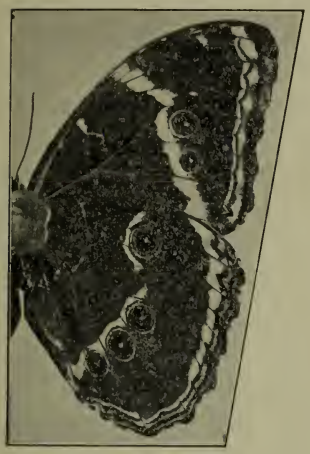
a *b*

Figur 29.
a Urania Leilus. Unterseite.
b Nyctalemon Patroclus. Unterseite.

schöner ausgeprägt, die schönsten feineren und gröberen Pigmentverteilungen rhythmischer Art auf, vgl. auch Ophioderes. Auch mehrere Rhythmen übereinander kommen vor. Man vergleiche hierzu auch die abwechselnd längeren und kürzeren Streifen am Vorderrand der Vorderflügel von *Papilio Machaon* (Fig. 27 a), die abwechselnd roten und schwarzen von *Rumina*.

Während die Unterseite der Morphoniden sehr hübsche Beispiele rhythmischer Wiederholungen der Zeichnung von Binden und Augenflecken aus darbietet, wobei der Gang der Pigmentierung vom Zentrum der Augenflecken aus und von dem Hauptstrich der Randbinden aus ein analoger zu sein pflegt und so sehr hübsche Einzelbeweise für die Richtigkeit unserer Auffassung darbietet (vgl. Fig. 30),

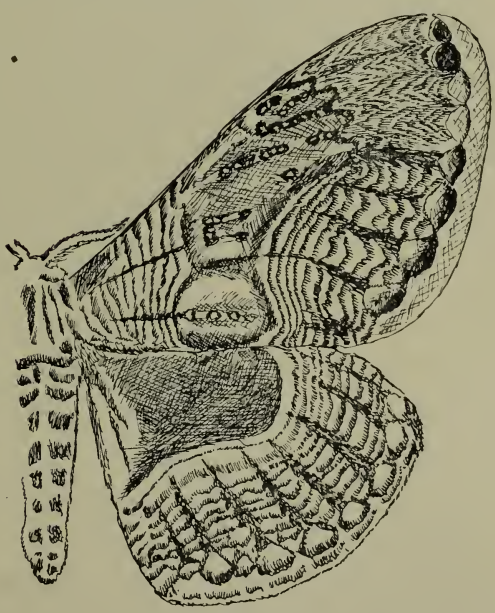
zeigen viele Papilioniden und *Ornithoptera*-Arten zwischen den Adern der Vorderflügel und dem mit ihnen gleich pigmentierten Zwischenadergebiete hellere *(Memnon)* oder



Figur 30.
Morpho Helenor. Unterseite.

Figur 31.
a Ornithoptera Rhadamanthus ♂.
b Vorderflügel von *Papilio Memnon* ♀.

selbst durchsichtige Höfe oder Trennungszonen, welche darauf hindeuten, daß eine diffuse Verbreitung mindestens des einen Pigmentfaktors vorher stattgefunden hat und bei der definitiven Pigmenterzeugung sich Adern und Zwischenadergebiete als Gebiete gleicher Reaktion voneinander durch Trennungszonen abgeschieden haben (vgl. Fig. 31, ferner die durchsichtigen oder wenigstens pigmentarmen Binden der Attaciden). Auch hierauf, als auf eine überaus verbreitete Erscheinung, soll später ausführlich eingegangen werden.



Figur 32.
Oberseite von *Brahmaea Wittei.*

Wenn man aber die verschiedenen Möglichkeiten

der Pigmentverbreitung und ihre gegenseitigen Regulationen möglichst alle beisammen haben will, dann empfehle ich *Brahmäa*-Arten zum Studium der hier angeschnittenen Frage (Fig. 32). Man trifft da sowohl von der Flügelwurzel, wie vom Rande aus rhythmische Pigmentverbreitungen, die sich voneinander und von den auch vorhandenen diffusen durch scharfe helle Trennungszonen absetzen, man kann vom Rande her die Zusammensetzung der Randfleckenzentren zu achatartigen Zeichnungen studieren, wie im Schema, man kann sehr deutliche Auslässe aus den Adern beobachten, die noch nicht weit genug vorgedrungen sind, um miteinander und mit anderen Gebieten zu interferieren u. a. m. Ich muß auch hier bezüglich der sehr interessanten Einzelheiten auf die ausführliche Abhandlung verweisen.

Für den Zweck, den ich heute ja nur verfolgen kann, den von mir neu aufgestellten Gesichtspunkt überhaupt in rohen Umrissen zu definieren, wird hoffentlich das Vorstehende genügen. Ich hoffe auch, daß die privaten und die Demonstrationen im Institut wenigstens einen Teil der am Kongreß Anwesenden überzeugt haben werden, daß sich hier eine aussichtsvolle neue Fragestellung für die epigenetische Inangriffnahme des bisher so ausschließlich der „Vererbung“ anheimgefallenen Lokalisationsproblems eröffnet. Ich möchte noch ausdrücklich zum Schluß betonen, daß ich mir die Angelegenheit nicht ganz so einfach und vor allem nicht so grob mechanistisch vorstelle, wie ich sie bei der Kürze der Zeit, und um überhaupt erst einmal den neuen Gedankengang einzuführen, heute darstellen mußte. Es lassen sich sehr vielfache Komplikationen noch denken, ohne daß das eigentliche Wesen des hier vertretenen Prinzips dadurch verändert zu werden braucht.

Dritte Sitzung.

Mittwoch, den 29. Mai, 9—1 Uhr.

Nach einigen geschäftlichen Mitteilungen verlas der Schriftführer folgende Berichte des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator“, Herrn Prof. Dr. F. E. Schulze, und des Delegierten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Herrn Prof. Kraepelin, über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911.

Bericht des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator animalium generum et subgenerum“, des Herrn Prof. Dr. F. E. Schulze.

1. Tierreich:

Seit meinem letzten Berichte (7. Juni 1911) in Basel sind sechs Lieferungen vom Tierreich fertiggestellt worden, und zwar:

27. Lieferung: *Chamaeleontidae* von Prof. WERNER, Wien. 63 Seiten, 20 Abbildungen.
28. „ Apidae I: *Megachilinae* von Dr. FRIESE, Schwerin. 466 Seiten, 132 Abb.
29. „ *Chaetognathi* von Dr. R. von RITTER-ZÁHONY, Görz. 48 Seiten, 16 Abb.
30. „ *Ichneumonidea: Evaniidae* von Prof. J. J. KIEFFER, Bitsch. 450 Seiten, 76 Abb.
32. „ Salpae I: *Desmomyaria* von Dr. J. E. W. IHLE, Utrecht. 78 Seiten, 68 Abb.
33. „ *Lacertilia: „Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae“* von Prof. WERNER, Wien. 42 Seiten, 6 Abb.

Im Druck befindet sich und ist fast fertiggestellt:

31. Lieferung: *Ostracoda* von Prof. G. W. MÜLLER, Greifswald. ca. 400 Seiten, 92 Abb.

In Vorbereitung ist:

34. Lieferung: *Lepidoptera: Amathusiidae* von STICHEL, Berlin-Schöneberg.

Für das Jahr 1912 sind noch neun Manuskripte in Aussicht genommen, und zwar:

Hippoboscidae von Kgl. Kreisarzt Dr. SPEISER, Labes.
Turbellaria Rhabdocoela von Prof. VON GRAFF, Graz.
Gamasidae von Prof. BERLESE, Florenz.
Salpae II: *Cyclomyaria* und *Pyrosomidae* von Dr. NEUMANN, Dresden.
Ophidia von Dr. STERNFELD, Berlin.
Opiliones von Dr. ROEWER, Bremen.
Appendicularidae von Prof. LOHMANN, Kiel.
Ascidiae von Prof. HARTMEYER, Berlin.
Pteropoda von Dr. TESCH, Helder.

Auch für die Jahre 1913 und 1914 ist eine größere Zahl von Manuskripten zugesagt, so daß für ein ununterbrochenes Erscheinen der Tierreichlieferungen Sorge getragen ist.

2. Nomenclator:

Die Arbeiten am Nomenclator animalium generum et subgenerum sind in vollem Gange. Der Plan des Werkes erfuhr durch zwei wichtige grundsätzliche Änderungen bedeutende Erweiterung.

In der Probelieferung der Primates, die ich der Gesellschaft auf ihrer vorjährigen Tagung vorzulegen die Ehre hatte, bestand der größte Teil der den Namen beigegebenen Literaturzitate noch aus indirekten Hinweisen; das heißt aus Hinweisen auf ein Nachschlagewerk, in welchem das Zitat der Originalveröffentlichung aufgesucht werden muß, bevor man die Originalveröffentlichung selbst einsehen kann. Nur etwa einem Drittel der Namen war gleich der direkte Hinweis auf die Stelle der ersten Veröffentlichung beigefügt. Es entsprach diese Einrichtung dem bekannten Nomenclator von S. H. Scudder sowie seiner Fortsetzung, dem Index von C. O. Waterhouse. Sie setzt voraus, daß die als Vermittlung beim Nachschlagen nötigen Werke dem Besitzer des Nomenclator zur Hand sind, eine Voraussetzung, die sicher nicht für alle Zoologen und gewiß nur für einige Palaeontologen zutrifft. Nochmaliges sorgfältiges Durchdenken des ganzen Planes ließ daher erwünscht erscheinen, den indirekten Hinweis überall durch das direkte Zitat der Originalveröffentlichung zu ersetzen und die Richtigkeit dieses Zitates durch Autopsie der verantwortlichen Bearbeiter zu verbürgen. Freilich eine gewaltige Mehrbelastung des Unternehmens, aber auch ein Fortschritt, der unserem Nomenclator großen Vorsprung vor den Werken von Scudder und Waterhouse geben wird.

Eine andere wichtige Erweiterung des Planes, die der Palaeontologie zugute kommt, ist die Aufnahme sämtlicher auf fossiles Material begründeter Namen, soweit sie den systematischen Rang von Gattungs- und Untergattungsnamen beanspruchen können. Freilich machten auch die bisherigen Nomenclatoren von Agassiz, von Marschall, Scudder und der Index von Waterhouse den Anspruch, die Namen der fossilen Gattungen aufgeführt zu haben; aber jeder, der diese Werke genau kennt, weiß, daß sie auf palaeozoologischem Gebiete noch mehr Lücken aufweisen als auf rezentzoologischem. Noch in der Probelieferung der Primates konnte der palaeozoologischen Seite der Arbeit nicht die Berücksichtigung eingeräumt werden, wie sie ihr jetzt in unseren weiteren Zusammenstellungen zuteil wird. In unserem neuen Plan spielt die Palaeozoologie genau dieselbe Rolle wie die rezente Zoologie; und sobald unser Nomenclator im Druck vorliegt, wird die Palaeontologie zum ersten Male wieder seit H. G. Bronn's, im Jahre 1848 erschienenem Index palaeontologicus einen wirklichen Nomenclator generum et subgenerum besitzen.

Der neue Plan hat neue Wege der Ausführung notwendig gemacht. Der Anspruch der Vollständigkeit, des kritischen Zurück-

greifens überall auf die Originalveröffentlichung und der Berücksichtigung der gesamten einschlägigen palaeontologischen Literatur hat uns eine weitgehende Arbeitsteilung aufgezwungen. Der ganze ungeheuere Stoff von über 200000 Gattungs- und Untergattungsnamen ist in streng nach dem System begrenzte Portionen zerlegt, deren jede einem kompetenten Spezialisten, Zoologen oder Palaeontologen, überwiesen ist oder noch überwiesen werden soll. Dabei werden die bereits in den „Tierreich"-Bänden veröffentlichten Nomenclatoren einzelner Gruppen nach Ausführung der notwendigen formalen Änderungen als bereits fertig mit in unser Werk einbezogen; ebenso ca. 35000 Namen aus dem Nomenclatormaterial, das der verstorbene Prof. von Maehrenthal bereits früher in bekannter gewissenhafter Weise bearbeitet hat. Mittels einer umfangreichen Korrespondenz ist es gelungen, für eine große Anzahl von Gruppen schon jetzt Spezialisten zur Zusammenstellung der Gattungs- und Untergattungsnamen zu gewinnen. Zu der hier zusammengestellten Übersicht der bereits vergebenen Gruppen bemerke ich, daß es sich dort, wo nichts weiter angegeben ist, ausschließlich um den rezenten Anteil handelt. Ich hege die Hoffnung, daß die Durchsicht dieser Liste, die nicht nur zeigt, wie weit das Werk bereits vorgeschritten ist, sondern auch, welche Gruppen noch vakant sind, dem Unternehmen neue Mitarbeiter aus den Kreisen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zuführen möge. Falls gewünscht, wird unter der Voraussetzung vollständiger vorschriftsmäßiger Zusammenstellung der Gattungs- und Untergattungsnamen einer abgerundeten Gruppe ein Honorar gewährt von 20 M. für jedes Hundert erledigter Namen.

Vergebene Gruppen des Nomenclator.

Protozoa fossilia. — Dinoflagellata. — Gregarinaria. — Coccidiaria. — Haemosporidia. — Ciliata.

Porifera fossilia et recentia. — Anthozoa fossilia.

Turbellaria. — Trematodes. — Cestodes. — Nemertina bis 1899 incl. — Rotatoria. — Gastrotricha. — Kinorrhyncha. — Chaethognatha. — Nematodes fossiles et recentes. — Oligochaeta bis Juni 1900.

Tunicata.

Echinodermata fossilia et recentia.

Mollusca fossilia et recentia.

Crustacea fossilia et recentia.

Pantopoda.

Insecta fossilia. — Collembola. — Copeognatha. — Mallophaga. — Termitidae. — Ascalaphidae. — Trichoptera. — Carabidae. — Dytiscidae. — Gyrinidae. — Scarabaeidae. — Cleridae. — Hydrophilidae. — Elateridae. — Lymexylonidae. — Meloidae. — Trictenotomidae. — Othniidae. — Lagriidae. — Cistelidae. — Tenebrionidae. — Aegialitidae. — Clavicornia. — Prionidae. — Cerambycidae. — Buprestidae. — Hymenoptera. — Coccidae. — Rhynchota-Heteroptera. — Heteroptera. — Aphaniptera. — Pupipara. — Phoridae. — Muscidaeacalypterae. — Oestridae. — Conopidae. — Syrphidae. — Dolichopodidae. — Lonchopteridae. — Bombyliidae. — Empidae. — Omphralidae. — Therevidae. — Leptidae. — Asilidae. — Acroceridae. — Tabanidae. — Nemestrinidae. — Stratiomyidae. — Nematocera. — Geometridae. — Callidulidae bis Juli 1901. — Sphingidae. — Rhopalocera.

Arachnoidea fossilia. — Tardigrada. — Ixodidae bis Februar 1908. — Gamasidae. — Halacaridae bis Januar 1901. — Hydrachnidae bis April 1901. — Araneae. — Opiliones. — Pseudoscorpiones. — Scorpiones. — Pedipalpi. — Solpugidae. — Palpigradi.

Leptocardia. — Cyclostomata. — Pisces fossiles et recentes. — Reptilia fossilia et recentia. — Mammalia fossilia et recentia.

Die Zahl der Mitarbeiter beträgt bereits über fünfzig und wird sich bald, besonders der rezenten Insekten wegen, verdoppeln oder verdreifachen. Beteiligt sind Palaeozoologen und Zoologen aus Deutschland, Österreich, Ungarn, Skandinavien, Holland, England, Frankreich, Italien und den Vereinigten Staaten.

Um trotz einer so großen Beteiligung von Spezialisten jene Einheitlichkeit zu erzielen, die für ein kompaktes lexikalisches Nachschlagewerk unbedingt nötig ist, habe ich unter dem Titel „Anweisungen für die Bearbeiter des Nomenclator animalium generum et subgenerum“ nach Paragraphen geordnete Satzungen drucken lassen, die jedem Mitarbeiter übersandt werden. Als Anhang enthalten sie eine Druckprobe ausgewählter Gattungs- und Untergattungsnamen, die nach Format der Seite, Anordnung des Textes, Drucktypen und Papier bereits ein genaues Bild von dem Aussehen des fertigen Werkes gibt. Eine Anzahl dieser „Anweisungen“ liegen hier zur Ansicht aus; ebenso eine Mitteilung, die, in jüngster Zeit verfaßt, einen allgemeinen Überblick über den Plan des Unternehmens darstellt.

Die Zusammenstellung der Gattungs- und Untergattungsnamen durch die Mitarbeiter geschieht in Form eines Zettelkataloges. Für jeden Namen wird ein besonderer Zettel angefertigt. Hinter

dem Namen der Gattung folgt der Name des Autors, das Zitat der Originalveröffentlichung, ihr Datum und zum Schluß die Angabe der Gruppe, in welche die dem Namen zugrunde liegende Gattung nach dem modernen Standpunkte gehört. Eine kleine Komplikation tritt ein, wenn es sich um den Namen einer Untergattung handelt, oder um den Ersatz eines Namens durch einen anderen. Aufgenommen werden ohne Rücksicht auf Gültigkeit oder Ungültigkeit alle Namen, die in der Zeit zwischen dem 1. Januar 1758 bis zum 1. Januar 1910 publiziert sind. Diese Art der Zusammenstellung, die für den Bearbeiter eine verhältnismäßig einfache ist, wird unseren Nomenclator zu einem lexikalischen Nachschlagewerk machen, wie es Palaeontologie und Zoologie in so bequemer, schnelle Auskunft gewährender, Anordnung bislang noch nicht besessen haben.

Die Finanzierung des großen Unternehmens geht natürlich nicht ohne Schwierigkeiten vor sich. Außer der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften, die bereits große Summen bewilligt und auch die spätere Drucklegung durch einen namhaften Betrag gesichert hat, steuerten das preußische Unterrichtsministerium, die Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin und ein Privatmann, der bekannte Herausgeber des „Handbuch zur Geschichte der Naturwissenschaften und der Technik", Herr Professor Dr. Ludwig Darmstaedter in Berlin bedeutende Summen bei. Gewiß darf ich hoffen, daß auch die Deutsche Zoologische Gesellschaft sich nicht ausschließen wird, wo es sich darum handelt, ein Unternehmen zur Durchführung zu bringen, das ihren vitalsten Interessen so nahe steht.

Bericht des Delegierten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Herrn Prof. Dr. Kraepelin, über die Tätigkeit des Deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911.

Der Deutsche Ausschuß für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht, zu dem nunmehr auch der Deutsche Geographentag einen Delegierten stellt, hat im Berichterstattungsjahr zwei Plenarsitzungen abgehalten, beide in Berlin, unter Teilnahme von Regierungsvertretern und sonstigen geladenen Gästen. Zur Beratung standen: Die Prüfungsordnung der Lehramtskandidaten, die Errichtung besonderer Fachseminare für deren Ausbildung, die Ausdehnung des biologischen Unterrichts auf die oberen Klassen der höheren Schulen, der mathematisch-naturwissen-

schaftliche Unterricht an den höheren Mädchenschulen, an den Fortbildungsschulen, den Seminaren und Volksschulen.

In bezug auf die Lehramtsprüfung wurde eine Resolution gefaßt, dahin gehend, daß „aus der allgemeinen Prüfung diejenigen Bestandteile entfernt werden möchten, die nur eine Wiederholung gewisser Teile des Abiturientenexamens darstellen".

Die Notwendigkeit der Einrichtung besonderer Fachseminare für die praktische Ausbildung der Lehramtskandidaten in den naturwissenschaftlichen Disziplinen während des Seminarjahres soll in einer besonderen Eingabe an das preußische Kultusministerium dargelegt werden.

Da der Erlaß des preußischen Herrn Unterrichtsministers vom 4. November 1910, der zwecks Ausgestaltung des biologischen Unterrichts in den Oberklassen zunächst an den Oberrealschulen die Verwendung je einer Stunde des neusprachlichen Unterrichts für Biologie gestattet, namentlich in den Kreisen der Neuphilologen lebhaften Widerspruch erfahren hat, so sah sich der Deutsche Ausschuß genötigt, in einer ausführlich begründenden Eingabe an den preußischen Herrn Unterrichtsminister die Bedenken der Neuphilologen zurückzuweisen und die Bitte auszusprechen, den biologischen Unterricht in den Oberklassen der Oberrealschulen bei der endgültigen Regelung der Lehrpläne zu einem für alle Anstalten verbindlichen zu machen. Der Herr Minister drückte in seinem Antwortschreiben seine Befriedigung aus, daß der Erlaß vom 4. November 1910 im wesentlichen den Wünschen des Deutschen Ausschusses entsprochen habe.

Über den mathematisch-naturwissenschaftlichen Unterricht an den Fortbildungsschulen ist im Auftrage des Deutschen Ausschusses und unter Mitwirkung seiner Mitglieder eine Denkschrift von Prof. Timerding-Braunschweig im Druck erschienen. Weitere Schriften über aktuelle Probleme der Lehrerbildung (Klein-Göttingen), über die Vorbildung für das Studium der Medizin (v. Müller-München), über die Grundsätze der Volksschullehrerbildung (Muthesius-Weimar) sind ebenfalls vom Deutschen Ausschuß veranlaßt worden.

An der Tagung des Bundes für Schulreform in Dresden, der Versammlung Deutscher Pädagogen und Schulmänner in Posen, der Hauptversammlung des Vereins zur Förderung des mathematisch-naturwissenschaftlichen Unterrichts in Münster, der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Karlsruhe haben Mitglieder des Deutschen Ausschusses tätigen Anteil genommen und dabei dessen Ziele zu fördern gesucht. Für die diesjährige Tagung der

Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte in Münster ist eine erneute Darlegung der Bedeutung des naturkundlichen Unterrichts für die Erziehung der Jugend in öffentlicher Sitzung in Aussicht genommen.

Als Hauptarbeitsgebiet des Deutschen Ausschusses im Berichterstattungsjahr ist die Ausgestaltung des mathematisch-naturwissenschaftlichen Unterrichts an den Volksschulseminaren zu bezeichnen. Umfangreiche Enqueten sind zur Feststellung der tatsächlichen Verhältnisse ausgeführt, zahlreiche Sachverständige zu Rate gezogen und eingehende Besprechungen gepflogen. Binnen wenigen Wochen werden die Ergebnisse dieser Arbeiten, die auch Richtlinien über die allgemeine Organisation der Seminare enthalten, im Druck vorliegen und hoffentlich einen auch für die Regierungen wertvollen Beitrag zur Frage nach der Reform unseres gesamten Lehrerbildungswesens darstellen.

Es folgte die Wahl des nächsten Versammlungsortes. Eine Einladung des Herrn Prof. Dr. Schauinsland und des Senats von Bremen, die Gesellschaft möge ihre nächste Jahresversammlung in Bremen abhalten, wurde einstimmig angenommen.

Ein Antrag des Bundes für Schulreform, die Gesellschaft möge dem Bunde als korporatives Mitglied beitreten, wurde abgelehnt.

Herr Prof. Braun (Königsberg) stellte den Antrag, die Gesellschaft möge für den „Nomenclator animalium generum et subgenerum“ 3000 M. bewilligen. Nachdem er ihn begründet hatte, legte der Schriftführer die finanzielle Lage der Gesellschaft, wie folgt, dar:

„Die Einnahmen der Gesellschaft sind von 1903 bis April 1911 ziemlich gleich geblieben, denn 1903 haben sie 2529 M. und 1911 2633 M. betragen. Im letzten Jahr sind sie allerdings auf 3237 M. gewachsen, weil wir zum erstenmal eine Einnahme aus dem Verkauf der Verhandlungen, nämlich von 526 M. gehabt haben.

Die Ausgaben betrugen dagegen 1903 2505 M., 1910 3045 M. und 1911 sogar 3425 M., d. h., während die Einnahmen ziemlich dieselben geblieben sind, sind die Ausgaben innerhalb 8 Jahren um

500 oder, wenn wir das letzte Jahr nehmen, um fast 900 M. gewachsen. Sie haben im Jahre 1910 die Einnahmen um 828 M. überschritten, im letzten Jahre trotz der neuen Einnahmen aus dem Verkauf der Verhandlungen noch um 188 M.

Daß diese Überschreitung, ohne das Kapital anzugreifen, gedeckt werden konnte, hat darin seinen Grund, daß wir im letzten Jahrzehnt nicht mehr wie im ersten den Überschuß der Einnahmen dem Kapital zugefügt, sondern zur Deckung der jährlichen Ausgaben verwandt haben. Ja, wir haben nicht einmal die 50- und 100-M.-Beiträge, mit denen sich Mitglieder von der Zahlung ihrer jährlichen Beiträge abgelöst haben, dem Kapital überwiesen, weil wir sie zur Bezahlung der Ausgaben notwendig hatten.

Dieser Überschuß, der sogenannte „Kassenvorrat", war früher nur durch die die Ausgaben weit übertreffenden Einnahmen aus den Mitgliederbeiträgen entstanden. Seit 1901 aber ist infolge des Wachsens der Ausgaben dieser Überschuß aus dieser Quelle nicht mehr, sondern nur dadurch entstanden, daß 1901 infolge des Internationalen Kongresses in Berlin keine Verhandlungen ausgegeben und dadurch die Ausgaben bedeutend geringer waren. Dieser Kassenvorrat betrug 1903 noch 1086 M. und sank dann infolge der Steigerung der Ausgaben im Jahre 1910 auf 299 M. Wenn wir nicht infolge des Internationalen Kongresses in Graz unsere Versammlung auf eine Geschäftssitzung beschränkt, sondern auch Verhandlungen herausgegeben hätten, wären wir bereits 1911 unzweifelhaft gezwungen gewesen, zur Deckung unserer Ausgaben unser kleines Kapital anzugreifen. Dank dem Ausfall der Kosten der Verhandlungen hat sich jetzt der Kassenvorrat wieder auf 1747 M. gehoben, so daß wir bei sehr vorsichtiger Wirtschaft wieder für eine Reihe von Jahren unsere Ausgaben decken können.

Wie unsicher aber unsere finanzielle Lage ist, zeigt folgende genauere Betrachtung unserer Einnahmen. Ihr wichtigster Kern wird zweifellos von den Zinsen unseres kleinen Kapitals von 11 600 M. im Betrage von 416 M. gebildet, und ferner von den Mitgliederbeiträgen. Wir gingen in das letzte Jahr mit 287 Mitgliedern, von diesen hatten sich 133 von der Zahlung der Beiträge abgelöst, 134 zahlten 10 M. (= 1340 M.) und 20 nur 5 (= 100 M.). Von diesen 1440 M. sind 180 M. rückständig und zum Teil wahrscheinlich als verloren zu betrachten. So haben wir z. B. im letzten Jahre von 450 M. Rückständen 150 M. als uneinbringlich streichen müssen.

Außer diesem Verlust ist ein anderer aber viel empfindlicher und zeigt unsere ungünstige Lage. Im Laufe des letzten Jahres hat sich die Zahl der lebenslänglichen, also nicht mehr zahlenden Mitglieder um acht vermehrt, dagegen die Zahl der zahlenden ordentlichen nur um zwei, d. h. also, dem Gewinn von 20 M. steht ein Verlust von 80 M. gegenüber.

Die Zahl der Mitglieder hat sich von 1908 bis zum April 1912 nur um sieben vergrößert, also die Einnahmen in dieser Zeit um 70 M., dagegen hat die Zahl der Mitglieder, die sich abgelöst haben, um 26 vermehrt, das bedeutet einen Verlust von 260 M., und zwar einen völligen Verlust, weil sie ja nicht dem Kapital zugefügt werden, sondern zur Deckung der jährlichen Ausgaben dienen müssen.

Da dieses Verhältnis der sich ablösenden und der neu eintretenden Mitglieder sehr wahrscheinlich in gleich ungünstiger Weise sich weiter entwickeln wird, und dadurch die Einnahmen abnehmen, sicher nicht wachsen werden, die Ausgaben dagegen ständig höher werden, so ist mit Sicherheit vorauszusagen, daß in absehbarer Zeit die Einnahmen trotz der Hinzuziehung des Kassenvorrats die jährlichen Ausgaben nicht mehr decken werden, und falls nicht durch Stiftungen, die sehr wünschenswert wären, das Vermögen der Gesellschaft vergrößert wird, das kleine Kapital angegriffen oder die Beiträge erhöht oder auf andere Weise Abhilfe geschaffen werden muß.

Meiner Ansicht nach kann sich die Gesellschaft pekuniär erst dann gesichert halten, wenn sie ein Kapital von 40—50000 M. besitzt.

Aus den Darlegungen wird wohl jeder entnehmen, daß die größte Sparsamkeit notwendig ist und die Gesellschaft weder vom Kapital noch von dem Kassenvorrat einen Teil zur Unterstützung des „Nomenclator“ verwenden darf. Der Vorstand sieht sich deshalb zu seinem Bedauern gezwungen, die Ablehnung des Antrages Braun zu empfehlen.“

Es wurden alsdann folgende Anträge gestellt:

1. von Herrn Prof. Hesse (Berlin): „Den Vorstand zu ersuchen, der nächstjährigen Versammlung Vorschläge vorzulegen, wodurch die Beitragsleistungen abgeändert werden zur Erzielung größerer Einnahmen der Gesellschaft“;
2. von Herrn Prof. Jaekel (Greifswald): „Die Deutsche Zoologische Gesellschaft sieht sich mit Rücksicht auf ihre derzeitige Finanzlage trotz ihres lebhaften Interesses für den

Fortgang des Unternehmens zurzeit nicht in der Lage, demselben einen größeren Zuschuß zu bewilligen";

3. vom Vorstand: „Die Gesellschaft bedauert trotz ihrer vollen Sympathie für das Unternehmen wegen der ungünstigen finanziellen Lage der Gesellschaft eine Unterstützung desselben ablehnen zu müssen".

Herr Prof. Kraepelin (Hamburg) bemerkt: „Da die Finanzlage unserer Gesellschaft die materielle Unterstützung des Nomenclator leider auszuschließen scheint, so möchte ich darauf hinweisen, daß doch jeder einzelne von uns sehr wohl in der Lage ist, das so wichtige Unternehmen wirksam zu fördern, indem er nämlich seine Arbeitskraft unentgeltlich in den Dienst desselben stellt. Ich möchte befürworten, daß die Mitglieder von diesem Modus recht ausgiebigen Gebrauch machen."

Nachdem Herr Prof. Braun nochmals seinen Antrag befürwortet und besonders hervorgehoben hatte, daß durch Werben neuer Mitglieder der Verlust an Einnahmen, der durch die Unterstützung des Nomenclator eintreten würde, ausgeglichen werden könnte, und der Schriftführer hiergegen seine Bedenken geäußert und den Antrag des Vorstandes empfohlen hatte, wurden die Anträge Braun, Hesse und Jaekel abgelehnt und der des Vorstandes angenommen.

Die Beratung über das Prioritätsgesetz, welche den nächsten Punkt der Tagesordnung bildete, wurde vom Schriftführer mit folgendem kurzen Referat über die Vorarbeiten des Vorstandes in dieser Frage eingeleitet:

Als vor 11 Jahren auf dem Internationalen Kongreß in Berlin die jetzt geltenden Nomenklaturregeln angenommen wurden, war der größte Teil der Zustimmenden wohl von der Hoffnung erfüllt, daß nun Ruhe, Ordnung und Sicherheit in der Nomenklatur eintreten würde. Heute aber werden wohl nur sehr wenige sich finden, die nicht zugestehen werden, daß diese Hoffnung nicht erfüllt ist. Im Gegenteil! Verwirrung und Unsicherheit haben sich als Folgen besonders der strengen Durchführung des Prioritätsgesetzes ergeben, und zwar in vielen Fällen derart, daß man sich mit den vulgären Namen besser verständigen kann als mit den wissenschaftlichen. Von den verschiedensten Seiten wird immer häufiger in mehr oder weniger scharfer Weise der Unzufriedenheit Ausdruck gegeben, am eindrucksvollsten in dem Protest fast aller skandinavischen und finnischen Forscher unter der Führung des Herrn Kollegen

Mortensen, den wir zu unserer Freude heute hier unter uns begrüßen können. Dieser Protest hat auch den Vorstand unserer Gesellschaft veranlaßt, in dieser wichtigen Frage die Führung zu übernehmen. Es mußte uns zunächst darauf ankommen, Klarheit über die Stimmung der deutschen Zoologen zu gewinnen. Wenn wir auch weit entfernt sind, das Resultat, das unsere Aufforderung zu einer Erklärung im Zoologischen Anzeiger gehabt hat, als maßgebend für die ganze deutsche Zoologie zu betrachten, so war doch die Mehrheit der gegen die strenge Durchführung des Prioritätsgesetzes Protestierenden eine so große, nämlich 122 gegen 10, daß wir berechtigt waren, die Frage auf die Tagesordnung der diesjährigen Versammlung zu setzen. Wir waren uns aber von vornherein darüber klar, daß wir uns nicht auf einen einfachen Protest beschränken und das Weitere der Internationalen Nomenklaturkommission überlassen durften, sondern Vorschläge machen mußten, welche unsere Wünsche klar zum Ausdruck bringen und die Härten der Nomenklaturregeln, besonders der strengen Durchführung des Prioritätsgesetzes beseitigen helfen. Es schien dieses uns auch deshalb wünschenswert, damit die Diskussion heute nicht ins Uferlose verlaufe, sondern in bestimmte Richtungen geleitet werde.

Die Aufgabe, die wir uns gestellt hatten, war keine leichte. Dank der kräftigen Unterstützung der Herren Kollegen Chun, Döderlein, Hartmeyer, Kraepelin, Matschie, Mortensen, Pfeffer, Reh, Reichenow, Spengel, Ziegler, des Botanikers Dr. Harms und anderer glauben wir gangbare Wege gefunden zu haben.

Das Ziel mußte sein, die schlimmsten Härten zu beseitigen oder wenigstens zu mildern, das sind die Beseitigung der allgemein eingebürgerten, besonders im Unterricht gebräuchlichen Gattungs- und Artnamen und die Übertragung von Namen auf andere Gattungen und Arten, wodurch die größte Konfusion entstehen muß. Diese Schäden entstehen einmal dadurch, daß man auf Grund des Prioritätsgesetzes alle Namen darauf zu revidieren begann, ob sie auch die ältesten sind, weiter, daß man dadurch gezwungen wurde, auf Linné und andere ältere Werke zurückzugreifen, in denen keine klaren, sondern der subjektiven Deutung den größten Spielraum lassenden Beschreibungen enthalten sind, und endlich, daß man gänzlich unbekannt gebliebene, nie in der wissenschaftlichen Systematik gültig gewesene, zum Teil völlig unwissenschaftliche Werke auszugraben begann und sie gleich oder gar höher als die grundlegenden Arbeiten unserer besten Forscher bewertete.

Wir dachten zunächst daran, einen Verjährungsparagraphen vorzuschlagen, haben aber den Gedanken, ebenso wie die Botaniker, als schwer durchführbar und nur zu neuen Schwierigkeiten Anlaß gebend, fallen gelassen. Einerlei ob man den Paragraphen so faßt, daß ein Name, der 50 Jahre oder einen anderen Zeitraum lang bestanden hat, gültig sein soll, oder so faßt, daß ein Name, der 50 Jahre lang nach seiner Aufstellung nicht berücksichtigt ist, fallen soll, immer ergibt ein weiteres Durchdenken zu große Schwierigkeiten oder führt sogar zu solchen Ergebnissen, die wir gerade als nicht erwünscht beseitigen wollen.

Noch weniger gangbar war der Weg, ein bestimmtes Jahr, etwa 1830 als Ausgangspunkt statt 1758 festzusetzen, weil die systematische Durcharbeitung der verschiedenen Tiergruppen zu ungleichzeitig erfolgt ist. Wenn man andere Daten als 1758 als Ausgangspunkte wählen will, so wäre es besser Linné's XII. Auflage statt der X. zu bestimmen und noch vernünftiger, für jede Gruppe, wenigstens der Wirbellosen andere spätere Werke als Linné's *Systema Naturae* zu wählen, in denen die erste grundlegende Durcharbeitung erfolgt ist. Dieser Weg ist auf dem letzten Internationalen Botaniker-Kongreß in Brüssel vorgeschlagen und angenommen worden. Wenn wir ihn nicht beschritten haben, so liegt es daran, daß in der Zoologie die Durchführung dieses Gedankens viel schwieriger ist, weil kaum ein Werk so gleichmäßig in allen Teilen durchgearbeitet sein dürfte, daß es als Grundlage für die ganze Gruppe gelten könnte, und weiter, daß es sich wenig empfiehlt, jetzt, nachdem bereits mehr als ein Jahrzehnt nach den neuen Nomenklaturregeln gearbeitet ist, noch eine so weitgehende Änderung vorzunehmen. Es bestimmte uns weiter noch die Erkenntnis, daß es noch einen anderen Weg gibt, der auch zu dem erstrebten Ziele führt, und zwar in eindeutiger, klarer Weise. Das ist der Weg, den die Botaniker zuerst auf dem Internationalen Kongreß in Wien beschritten haben und den sie trotz der Festsetzung anderer Ausgangsdaten auch noch in Brüssel als bewährt und notwendig beibehalten haben, nämlich für jede Gruppe eine Liste von Gattungsnamen aufzustellen, die unter keinen Umständen, auch wenn sie nicht dem Prioritätsgesetz entsprechen, verändert werden dürfen. Wir haben ferner noch drei andere Vorschläge als notwendig erachtet, doch will ich, bevor ich darauf eingehe, noch kurz einige andere erwähnen, die von anderen Seiten dem Vorstande eingesandt worden sind. Der Vorschlag von F. E Schulze, den alten Namen hinter den revidierten, nach dem Prioritätsgesetz

gültigen in Klammern zu setzen, konnte für uns nicht in Betracht kommen, weil er die strenge Durchführung des Gesetzes, gegen die wir uns gerade wenden wollen, beibehält.

Das gleiche gilt von den beiden ersten Vorschlägen der österreichischen Zoologen. Wir können alle diesen Vorschlägen zustimmen, aber es scheint mir nicht vorteilhaft, sie mit den unsrigen, die viel weiter gehen, zu vermengen. Besonders möchte ich empfehlen, den dritten Vorschlag durch ihre Unterschrift zu unterstützen, der sich gegen den sonderbaren Beschluß der Internationalen Nomenklaturkommission wendet, einen Antrag auf Abänderung der Nomenklaturgesetze nur dann vor das Plenum des Internationalen Kongresses zu bringen, wenn alle auf dem Kongreß anwesenden Mitglieder der Kommission dem Antrag zustimmen.

v. Ihering empfiehlt außer dem Ausschluß von Händler- und wertlosen Sammlungskatalogen und außer der Festsetzung von Lamarck's Hauptwerk als Ausgangspunkt für die Mollusken (nach einem früheren Vorschlage von v. Martens) „die Errichtung eines ständigen besonderen Instituts mit gut dotierten Fachmännern", das an Stelle der Internationalen Nomenklaturkommission zu treten habe.

Was nun unsere Vorschläge betrifft, so hatten wir zunächst die Fassung gewählt, welche Ihnen mit der Einladung dieser Versammlung übersandt wurde und gedruckt Ihnen vorliegt, nämlich folgende:

Anträge betreffend Einschränkung des Prioritätsgesetzes.

§ 1. Die in der angefügten Liste (Nr. 1) enthaltenen Gattungs- und Artnamen unterliegen nicht dem Prioritätsgesetz, dürfen niemals abgeändert oder auf andere schon bekannte und benannte Gattungen und Arten übertragen werden.

Von besonderen Kommissionen ist diese Liste von allgemein eingebürgerten und besonders im Unterricht gebräuchlichen Gattungs- und Artnamen fortdauernd zu ergänzen, und dem Internationalen Zoologenkongreß sind die Ergänzungen zur Annahme vorzulegen.

Als Unterlage mag die Liste Nr. 2[1]) dienen, deren Namen nur aus dringenden, sachlichen, nicht aus reinen Prioritätsgründen abgeändert werden sollten.

§ 2. Die Übertragung eines Gattungs- oder Artnamens auf eine andere bereits bekannte und benannte Gattung oder Art ist

[1]) Die Liste Nr. 2, die nur eine große Zahl von Namen bekannter Gattungen ohne nähere Bestimmung enthält, ist hier als belanglos fortgelassen.

unzulässig. Ergibt sich für andere als in der Liste des § 1 aufgeführte Gattungen und Arten die Notwendigkeit auf Grund des Prioritätsgesetzes, daß eine solche Übertragung stattfinden müßte, so muß der Name für die Gattung oder Art A, die ihn mit Unrecht trägt, durch einen neuen ersetzt werden, der Name aber der anderen Gattung oder Art B, der der Name der ersteren (A) zukommen müßte, muß unverändert bleiben.

Dieser Paragraph hat rückwirkende Kraft.

§ 3. Ergibt sich der Zusammenhang zwischen einer Larve und einem geschlechtsreifen Tier, welche beide bereits bekannt und benannt sind, so ist der Name des geschlechtsreifen Tieres für die Gattung und Art beizubehalten, nicht der der Larve, auch wenn letzterer älter sein sollte. So z. B. muß es *Conger vulgaris*, nicht *Leptocephalus conger, Phoronis* (nicht *Actinotrocha*) heißen.

§ 4. Folgende Werke sind bei der Feststellung der Priorität eines Gattungs- oder Artnamens nicht zu berücksichtigen:

1. P. H. G. Moehring, Geschlechten der Vogeln, Avium genera. Übersetzt von Nozeman. Amsterdam 1758.
2. Gistel, Naturgeschichte des Tierreichs für höhere Schulen. 1848.
3. J. G. Meigen, Nouvelle classification des mouches à deux ailes (Diptera L.). Paris 1800.
4. J. L. Frisch, Das Natur-System der vierfüßigen Tiere. Glogau 1775.
5. A. D. Brisson, Regnum animale in Classes IX distrib. Lugduni Batavorum 1762.
6. M. Th. Brünnich, Zoologiae Fundamenta praelectionibus academicis accommodata. Hafniae et Lipsiae 1772.
7. L. T. Gronovius, Zoophylacii Gronoviani Fasciculus 1. exhib. animalia quadrupeda, amphibia etc. Lugduni Bat. 1763.
8. L. T. Gronovius, Zoophylacium Gronovianum exhibens animalia quadrupeda, Amphibia, Pisces etc. Lugduni Batav. 1781.
9. Geoffroy, Histoire abregée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris, 1762.
10. Museum Calonnianum, 1797.
11. L. v. Oken, Lehrbuch der Naturgeschichte, 3 Th., 1816.

Diese Liste ist zu ergänzen.

§ 5. Alle Enzyklopädien, Reisewerke, Jagdzeitungen, Kataloge, Gärtnerzeitschriften, landwirtschaftliche Veröffentlichungen, Unterhaltungs- und politische Zeitschriften, Zeitungen und ähnliche nichtwissenschaftliche Veröffentlichungen, welche keinen wesentlichen Einfluß auf die wissenschaftliche Systematik gehabt haben und von dieser so gut wie nicht berücksichtigt sind, dürfen bei der Feststellung der Priorität nicht berücksichtigt werden. Geschieht es doch, so ist die Internationale Nomenklaturkommission verpflichtet,

für diese Werke auf dem nächsten Internationalen Zoologenkongreß ihre Ungültigkeit zu beantragen.

Kurze Begründung der Vorschläge.

Zu 1—3. Diese Einschränkung der Gültigkeit des Prioritätsgesetzes erscheint dringend notwendig, soll nicht die größte Verwirrung eintreten und das systematische wie tiergeographische Arbeiten und der Unterricht außerordentlich erschwert werden. Besonders wenn erst die Gruppen der niederen Tiere revidiert werden, sind die absonderlichsten Umgestaltungen und die größte Konfusion zu erwarten, wie die beigegebene Liste für die Cnidarier, Echinodermen u. a. schon an einigen Beispielen zeigt.

Zu 4. Diese Werke sind aus folgenden Gründen auszuschalten:

1. Durch Moehring's Werk werden eine große Zahl von Namen von bekannten Vögeln geändert oder vertauscht, z. B. soll *Casuarius* = *Cela*, *Plotus* = *Ptynx*, *Phalacrocorax* = *Graculus*, *Fregata* = *Atagen*, *Fratercula* = *Spheniscus*, *Spheniscus* = *Dypsicles*, *Catarractes* = *Eudyptes*, *Ibis* = *Threskiornis*, *Ciconia* = *Melanopelargus*, *Balearica* = *Ciconia*, *Crex* = *Ortygometra*, *Didus* = *Raphus*, *Buteo* = *Craxirex*, *Palaeornis* = *Buteo* usw. werden.
2. Gistel hat in seinem Werke nicht nur willkürlich alte Namen geändert, sondern auch neue Gattungen aufgestellt. Besonders bei der Aufteilung von Gattungen kann es in schlechtem Sinne bedeutungsvoll werden.
3. Durch die Annahme von Meigen's Arbeit würden nicht weniger wie 57 Namen von bekannten Dipterengattungen, die zum größten Teil von Meigen selbst drei Jahre später aufgestellt und allgemein eingebürgert sind, geändert werden müssen, so z. B. *Ctenophora* in *Flabellifera*, *Trichocera* in *Petaurista*, *Macrocera* in *Euphrosyne*, *Mycetophila* in *Fungivora*, *Sciara* in *Lycoria*, *Tanypus* in *Pelopia*, *Ceratopogon* in *Helea*, *Cecidomyia* in *Itonida*, *Haematopota* in *Chrysorona*, *Dolichopus* in *Iphis*, *Scatophaga* in *Scopeuma*, *Tachina* in *Larvaevora* usw.
9. Aus ähnlichem Grunde wie 3. ist Geoffroy's Werk 1762 abzulehnen.

4.—8., 10., 11. sind Werke, in denen nach der Ansicht der meisten die binäre Nomenklatur nicht durchgeführt ist und die deshalb nicht für die Priorität in Betracht kommen dürften, von andern aber anders beurteilt und berücksichtigt werden. Um Klarheit zu schaffen, sind sie deshalb gänzlich auszuschalten.

Zu 5. Durch diesen Vorschlag soll das Ausgraben unbekannter und meist wissenschaftlich wertloser Bücher, die am meisten Verwirrung herbeiführen können, verhindert werden. Werden sie nicht ausgeschlossen, so kann es geschehen, daß völlig unbekannte, wissenschaftlich minderwertige Arbeiten auf gleiche Stufe mit den Arbeiten von Forschern gestellt werden, die die Grundlage für unsere wissenschaftliche Systematik gelegt haben.

Liste Nr. 1.

(In Klammern stehen die Namen, welche nach dem Prioritätsgesetz an Stelle der allgemein eingebürgerten zu setzen sind.)

Mammalia.

Alces (nicht *Alce*).
Anthropopithecus (nicht *Simia*).
A. troglodytes (nicht *Simia satyrus*).
Arctomys (nicht *Marmota*).
Auchenia (nicht *Lama*).
Callithrix (nicht *Callicebus*).
Cariacus (nicht *Odocoileus*).
Cercolabes (nicht *Coendu*).
Cercoleptes (nicht *Potos*).
Cercopithecus (nicht *Lasiopyga*).
Chiromys (nicht *Daubentonia*).
Chrysothrix (nicht *Saimiri*).
Coelogenys (nicht *Agouti*).
Crocidura aranea (nicht *C. russula*).
Crossopus (nicht *Neomys*).
Cynocephalus (nicht *Chaeropithecus*).
Dicotyles (nicht *Tayassu*).
Dipus (nicht *Jaculus*).
Echidna (nicht *Tachyglossus*).
Galeopithecus (nicht *Cynocephalus*).
Halicore (nicht *Dugong*).
Hapale (nicht *Callithrix* oder *Cercopithecus*).
Herpestes (nicht *Mungos*).
Hypsiprymnus (nicht *Potorous*).
Hyrax (nicht *Procavia*).
Inuus (nicht *Macaca*).
I. sylvanus (nicht *Macaca inuus*).
Lagostomus (nicht *Viscaccia*).
Lemur (nicht *Procebus*).
Lepus timidus (nicht *L. europaeus*).
Lepus variabilis (nicht *L. timidus*).
Manatus (nicht *Trichechus*).
Mustela vulgaris (nicht *Ictis nivalis*).
Mycetes (nicht *Alouatta*).
Mygale (nicht *Desmana*).
Myopotamus (nicht *Myocastor*).
Nycticebus (nicht *Lemur*).
Nyctipithecus (nicht *Aotes*).
Pedetes (nicht *Yerbua*).
Rytina (nicht *Hydrodamalis*).
R. stelleri (nicht *H. gigas*).
Simia (nicht *Pongo*).
S. satyrus (nicht *P. pygmaeus*).
Stenops (nicht *Lemur*).
S. gracilis (nicht *L. tardigradus*).
Synotus (nicht *Barbastella*).
Trichechus (nicht *Rosmarus*).
Vespertilio (nicht *Myotis*).
V. murinus (nicht *M. myotis*).
Vesperugo (nicht *Vespertilio*).
V. discolor (nicht *Vespertilio murinus*).

Aves.

Chelidon (nicht *Hirundo*).
Cypselus (nicht *Apus*).
Hirundo (nicht *Chelidon*).
Luscinia (nicht *Aedon*).
L luscinia (nicht *Aedon megarhynchus*).
L. philomela (nicht *Aedon luscinia*).
Otus vulgaris (nicht *Asio otus*).
Pisorhina scops (nicht *Otus scops*).
Pratincola rubetra (nicht *Saxicola rubetra*).
Saxicola saxatilis (nicht *Oenanthe saxatilis*).
Strix flammea (nicht *Tyto alba*).
Syrnium aluco (nicht *Strix aluco*).
Totanus calidris (nicht *Tringa calidris*).
Tringa alpina (nicht *Erolia alpina*).
Turdus iliacus (nicht *T. musicus*).
Turdus musicus (nicht *T. philomelos*).

Reptilia.

Coluber (nicht *Elaphe*).
C. flavescens (nicht *E. flavescens*).
Dermochelys (nicht *Sphargis*).
Trionyx (nicht *Amyda*).
Tropidonotus (nicht *Natrix*).
Vipera (nicht *Coluber*).
V. berus (nicht *Coluber berus*).

Amphibia.

Bombinator (nicht *Bombina*).
B. igneus (nicht *B. bombinus*).
Bufo vulgaris (nicht *Bufo bufo*).
Rana agilis (nicht *R. dalmatina*).
Rana mugiens (nicht *R. catesbyana*)
Rhacophorus (nicht *Polypedates*).
Salamandra maculosa (nicht *S. salamandra*).
Triton (nicht *Molge*, nicht *Triturus*).
T. cristatus (nicht *Molge palustris*).

Pisces.

Acanthias vulgaris (nicht *Squalus acanthias*).
Amia (nicht *Amiatus*).
Amphioxus (nicht *Branchiostoma*).
Bdellostoma (nicht *Heptatrema*).
Belone (nicht *Ramphistoma*).
Carcharias (nicht *Prionace*).
Clupea finta (nicht *Clupea alosa*).
Conger vulgaris (nicht *Leptocephalus conger*).
Dactylopterus (nicht *Cephalacanthus*).
Engraulis (nicht *Stolephorus*).
Glyphidodon (nicht *Abudefduf*).
Lepidosteus (nicht *Lepisosteus*).
Lucioperca (nicht *Stizostedium*).
Molva (nicht *Molua*).
Ostracion (nicht *Lactophrys*).
Rhombus (nicht *Bothus*).
Scopelus (nicht *Myctophum*).
Spinax (nicht *Etmopterus*).
S. niger (nicht *Etmopterus spinax*).
Tetrodon (nicht *Lagocephalus*).
Thynnus (nicht *Orcynus*).
Trygon (nicht *Dasyatis*).
Zoarces (nicht *Enchelyopus*).

Tunicata.

Cyclosalpa (nicht *Holothuria*).
Salpa (nicht *Dagysa*).

Lepidoptera.

Cossus (nicht *Trypanus*).
Hyponomeuta (nicht *Yponomeuta*).
H. evonymi (nicht *Y. cognatellus*).
H. padi (nicht *Y. evonymellus*).
H. variabilis (nicht *Y. padellus*).

Coleoptera.

Anobium (nicht *Byrrhus*).
Bruchus (nicht *Mylabris*, nicht *Laria*).
Byrrhus (nicht *Cistela*).
Cantharis (nicht *Lytta*).
Clerus (nicht *Thanasimus*).
Clytra (nicht *Melolontha*).
Hydrophilus (nicht *Hydrous*).
Hydrous (nicht *Hydrophilus*).
Lina (nicht *Melanosa*).
Lucanus (nicht *Platycerus*),
Mylabris (nicht *Zonabris*).
Myrmedonia (nicht *Zyras*).
Ptinus (nicht *Bruchus*).
Telephorus (nicht *Cantharis*).

Hymenoptera.

Anthophora (nicht *Podalirius*).
Apis mellifica (nicht *A. mellifera*).

Diptera.

Corethra plumicornis (nicht *Sayomyia plumicornis*).
Mochlonyx velutinus (nicht *Corethra velutina*).

Orthoptera.

Periplaneta (nicht *Stylopyga*).
Stenobothrus (nicht *Chortippus*).

Rhynchota.

Coccus (nicht *Dactylopius*).
Dactylopius (nicht *Pseudococcus*).
Lecanium (nicht *Coccus*).
Mytilaspis (nicht *Lepidosaphes*).
Phylloxera vastatrix (nicht *Peritymbia vitifoliae*).

Arachnoidea.

Epeira (nicht *Araneus*).
Phrynus (nicht *Phrynichus*).
Phytoptes (nicht *Eriophyes*).

Crustacea.

Apus (nicht *Triops*).
Astacus fluviatilis (nicht *Potamobius astacus*).
Homarus vulgaris (nicht *Astacus gammarus*).

Pantopoda.

Phoxichilus (nicht *Phalangium*).

Nemertini.

Carinella (nicht *Tubulanus*).
Eunemertes (nicht *Emplectonema*).
Polia (nicht *Baseodiscus*).

Oligochaeta.

Allolobophora (nicht *Helodrilus*).
Phreoryctes (nicht *Haplotaxis*).

Hirudinea.

Aulastomum gulo (nicht *Haemopis sanguisuga*).
Clepsina (nicht *Glossiphonia*).

Turbellaria.

Derostoma (nicht *Phaenocora*).
Gunda (nicht *Procerodes*).
Vortex (nicht *Dalyellia*).

Cestodes.

Gyrocotyle (nicht *Amphiptyches*).

Nematodes.

Eustrongylus (nicht *Dioctrophryne*).
Trichina (nicht *Trichinella*).

Mollusca.

Achatinella (nicht *Helicter*).
Anodonta (nicht *Anodontites*).
Cyclas (nicht *Sphaerium*).
Hyalaea (nicht *Cavolinia*).
Octopus (nicht *Polypus*).
Philonexis (nicht *Tremoctopus*).
Solarium (nicht *Architectonia*).
Unio (nicht *Lymnium*).

Brachiopoda.

Terebratula (nicht *Liothyrina*).

Echinoderma.

Colochirus (nicht *Actinia*).
Holothuria (nicht *Bohadschia*).
Moira (nicht *Echinocardium*).
Schizaster (nicht *Spatangus*).
Spatangus (nicht *Prospatangus*).
Strongylocentrotus (nicht *Echinus*).

Prochordata.

Phoronis (nicht *Actinotrocha*).

Cnidaria.

Actinia (nicht *Priapus*).
Amphihelia (nicht *Madrepora*).
Gorgonia (nicht *Eunicella*).
Hydra fusca (nicht *H. oligactis*).
Hydra grisea (nicht *H. vulgaris*).
Hydra viridis (nicht *H. viridissima*).
Physalia (nicht *Holothuria*).
Rhipidogorgia (nicht *Gorgonia*).
Rhizostoma (nicht *Pilema*).
Sympodium (nicht *Erythropodium*).

Die Herren Kollegen Döderlein, Kraepelin, Mortensen, Spengel und Ziegler haben mit mir gestern die Vorschläge nochmals gründlich durchberaten, und wir haben uns auf folgende neue Fassung geeinigt:

Die unterzeichneten Zoologen stellen folgende Anträge, die das Prioritätsgesetz einschränken sollen, und ersuchen, sie vor das Plenum des IX. Internationalen Zoologenkongresses zu bringen.

Anträge.

§ 1. Nach dem Beispiel der Botaniker sind Listen von Gattungsnamen aufzustellen, die dem Prioritätsgesetz nicht unterliegen sollen, niemals abgeändert oder auf andere Gattungen übertragen werden dürfen.

Diese Listen sind von besonderen Kommissionen fortdauernd zu ergänzen.

In erster Linie haben sie diejenigen Gattungsnamen zu enthalten, welche vor 1900 eingebürgert waren und besonders im Unterricht gebräuchlich sind.

Als Beispiel für die aufzunehmenden Namen möge die folgende kleine Liste dienen:

Mammalia.

Anthropopithecus: Schimpanse (nicht *Simia:* Orang).
Cercolabes (nicht *Coendu*).
Caelogenys (nicht *Agouti*).
Cynocephalus (nicht *Chaeropithecus*).
Dicotyles (nicht *Tayassus*).
Echidna (nicht *Tachyglossus*).
Galeopithecus (nicht *Cynocephalus*).
Lemur (nicht *Procebus*).
Manatus: Seekuh (nicht *Trichechus:* Walroß).
Mycetes (nicht *Alouatta*).
Pedetes (nicht *Yerbua*).
Rytina (nicht *Hydrodamalis*).
Trichechus: Walroß (nicht *Odobaenus* oder *Rosmarus*).

Aves.

Cypselus (nicht *Apus*).

Reptilia.

Coluber (nicht *Elaphe*).
Trionyx (nicht *Amyda*).
Tropidonotus (nicht *Natrix*).
Vipera (nicht *Coluber*).

Amphibia.

Triton (nicht *Molge* oder *Triturus*).

Pisces.

Amia (nicht *Amiatus*).
Bdellostoma (nicht *Heptatrema*).
Conger (nicht *Leptocephalus*).

Tunicata.

Cyclosalpa (nicht *Holothuria*).
Salpa (nicht *Dagysa*).

Hymenoptera.

Anthophora (nicht *Podalirius*).

Orthoptera.

Periplaneta (nicht *Stylopyga*).

Crustacea.

Apus (nicht *Triops*).
Astacus (nicht *Potamobius*).
Daphnia (nicht *Daphne*).
Homarus (nicht *Astacus*).

Hirudinea.

Clepsine (nicht *Glossiphonia*).

Mollusca.

Octopus (nicht *Polypus*).
Unio (nicht *Lymnium*).

Brachiopoda.

Terebratula (nicht *Liothyrina*).

Echinoderma.

Colochirus (nicht *Actinia*).
Holothuria (nicht *Bohadschia*).
Moira (nicht *Echinocardium*).
Schizaster (nicht *Spatangus*).
Spatangus (nicht *Prospatangus*).
Strongylocentrotus (nicht *Echinus*).

Prochordata.

Phoronis (nicht *Actinotrocha*).

Cnidaria.

Actinia (nicht *Priapus*).
Physalia (nicht *Holothuria*).

§ 2. Die Übertragung eines Gattungs- oder Artnamens auf eine andere Gattung oder Art ist unzulässig, wenn sie dauernd zu Verwirrung und Irrtümern Anlaß bietet.

§ 3. Bei der Feststellung der Priorität sind gewisse Werke nicht zu berücksichtigen, z. B.:

1. P. H. G. Moehring, Geschlechten der Vogeln, Avium genera. Übersetzt von Nozemann. Amsterdam 1758.
2. Gistel, Naturgeschichte des Tierreichs für höhere Schulen. 1848.
3. J. G Meigen, Nouvelle classification des mouches à deux ailes (Diptera L.). Paris 1800.
4. J. L. Frisch, Das Natur-System der vierfüßigen Tiere. Glogau 1775.
5. A. D. Brisson, Regnum animale in Classes IX distrib. Lugduni Batavorum 1762.
6. M. Th. Brünnich, Zoologiae Fundamenta praelectionibus academicis accommodata. Hafniae et Lipsiae 1772.
7. L. T. Gronovius, Zoophylacii Gronoviani Fasciculus I. exhib. animalia quadrupeda, amphibia etc. Lugduni Bat. 1763.
8. L. T. Gronovius, Zoophylacium Gronovianum exhibens animalia quadrupeda, Amphibia, Pisces etc. Lugduni Batav. 1781.
9. Geoffroy, Histoire abregée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris, 1762.
10. Museum Calonnianum, 1797.
11. Museum Geversianum, Rotterdam 1787.
12. L. v. Oken, Lehrbuch der Naturgeschichte, 3. Th., 1816.

Diese Liste ist von den Kommissionen zu ergänzen.

§ 4. Ebensowenig kommen bei der Feststellung der Priorität in Betracht: Angaben in Enzyklopädien, populären Reisewerken, Jagd- und Fischereizeitungen, Katalogen, Gärtnerzeitschriften, landwirtschaftlichen Veröffentlichungen, Unterhaltungs- und politischen Zeitschriften, Zeitungen und ähnlichen nichtwissenschaftlichen Veröffentlichungen, welche keinen wesentlichen Einfluß auf die wissenschaftliche Systematik gehabt haben und von dieser so gut wie nicht berücksichtigt sind.

Zu diesen Vorschlägen bemerke ich noch folgendes. Der § 1 ist unserer Überzeugung nach der einzige klare, sicher zum Ziel, d. h. zur Erhaltung der allgemein eingebürgerten Namen führende Weg, vorausgesetzt, daß in die Kommissionen solche Zoologen gewählt werden, welche die gleichen Ziele wie wir verfolgen. Da unsere Liste, die wir den Vorschlägen beigegeben haben, noch zu wenig durchgearbeitet war, weil uns die Zeit fehlte, und sie auch in erster Linie nur dazu dienen sollte, zu zeigen, wohin die strenge Durchführung des Prioritätsgesetzes bereits geführt hat, so haben wir uns entschieden, nur eine sehr kleine Liste von Gattungsnamen

beizugeben und uns nur auf die Gattungsnamen zu beschränken; die weitere Vervollständigung müssen wir den Kommissionen, die wir fordern, überlassen.

Der § 2 soll die schlimmsten Wirkungen beseitigen. Denn wie die Beispiele zeigen, müssen Übertragungen von Gattungs- und Artnamen zu der größten Konfusion führen und das systematische und tiergeographische Arbeiten sowie den Unterricht äußerst erschweren. Da durch diese neue Fassung des § 2 auch die Übertragung eines Gattungsnamens auf eine Larve mit getroffen wird, so ist unser früherer § 3, der diese Fälle besonders behandelte, überflüssig geworden.

§ 3 und § 4 sind im wesentlichen gleich geblieben. Der im § 3 vorgeschlagene Modus des Ausschlusses von bestimmten Werken, welche nur Verwirrung anrichten können, erscheint ebenso wie die Aufstellung von Listen klar und sicher zum Ziel führend. Nur auf diese Weise ist es möglich, solche Werke unschädlich zu machen. Das Beispiel, das am besten die üblen Folgen darlegt, wenn der Paragraph nicht eingeführt wird, ist wohl Meigen's Werk 1800. Durch die Annahme dieser bis vor kurzem völlig vergessenen und überhaupt nur noch in wenigen Exemplaren vorhandenen Arbeit würden nicht weniger als 57 Namen von bekannten Dipterengattungen, die zum größten Teile derselbe Forscher drei Jahre später aufgestellt hat, und die allgemein eingebürgert sind, geändert werden müssen!

Einen gleichen Unfug — anders kann man es nicht bezeichnen — würde Moehring's Werk anrichten. Gistel's Werk ist ein ganz minderwertiges Werk, in dem willkürlich Namen geändert sind, und das bei der Aufteilung der Gattungen in schlechtem Sinne bedeutungsvoll werden kann. Die andern Werke sind solche, in denen nach der Ansicht der meisten die binäre Nomenklatur nicht durchgeführt ist, und die deshalb für die Priorität nicht in Betracht kommen dürften, von andern aber anders beurteilt und berücksichtigt werden. Um Klarheit zu schaffen, sind sie deshalb gänzlich auszuschalten.

Der § 4 ist eine Ergänzung zum § 3 und soll das Ausgraben von wertlosen Arbeiten zur Feststellung älterer Namen verhindern, wodurch meist völlig wertlose, unwissenschaftliche Arbeiten auf gleiche oder sogar höhere Stufe gestellt werden als Arbeiten unserer besten Forscher, die die Grundlage für unsere wissenschaftliche Systematik gelegt haben. Wie notwendig der Paragraph ist, möge Ihnen folgende Äußerung in einer Schrift von F. E. Schulze über

das Tierreich (Sitz.-Ber. der Pr. Akad. Wiss. 1912 p. 5) zeigen: „Nomenklatorisch völlig gültige Namen, wie sie in den verschiedenartigsten Publikationen, in Reisewerken, in Forst- und Jägerblättern, in Landwirts-, Gärtner-, Fischerei- und Unterhaltungsblättern, ja sogar in politischen Zeitungen versteckt und oft schwer zugänglich sich finden, müssen sorgfältig aufgesucht und gewertet werden. Ferner muß mit Sicherheit angenommen werden, daß in solchen wenig bekannten und schwer erhältlichen Schriften vergangener Jahrzehnte und Jahrhunderte noch Namen verborgen sind, die, ans Licht gezogen, wesentliche Änderungen in der zoologischen Nomenklatur bewirken werden.“ Wenn wir dieses Ausgraben nicht verhindern, werden wir niemals zur Ruhe kommen.

Wir sind uns bei der Aufstellung unserer Vorschläge bewußt gewesen, daß eine Besserung der jetzigen verworrenen Zustände in der Nomenklatur nicht ohne Einschränkung des Prioritätsgesetzes möglich ist. Wir konnten uns aber von diesem Schritt nicht durch die Einwände, die gewöhnlich gemacht werden, abhalten lassen, nämlich durch den, daß Gesetz Gesetz ist, an dem man nicht ändern darf, und wir froh sein sollen, endlich ein Gesetz zu haben, und dann durch den, daß nur unsere Generation unter der durch das Prioritätsgesetz notwendig gewordenen Revision zu leiden haben, die künftigen uns für unsere Arbeit danken werden. Unserer Ansicht nach gibt es kein Gesetz, das nicht später, als man Schwierigkeiten oder Härten bei seiner Durchführung erkannte, geändert worden wäre. Wenn diese Härten so klar zutage treten wie beim Prioritätsgesetz, dann soll man nicht dauernd darunter leiden, sondern sie möglichst bald wirkungslos machen. Und was den zweiten Einwand betrifft, so ist gerade das Gegenteil richtig. Wie Herr Kollege Ziegler in einer Schrift schon ausgeführt hat, werden die späteren Generationen mehr leiden als wir. Denn wir stehen noch in Fühlung mit den alten Namen, die späteren Generationen aber nicht mehr, und wer systematisch oder tiergeographisch arbeiten will, wird seine Arbeit nicht erleichtert, sondern erschwert finden, und man wird erst Kommentare für die Arbeiten unserer Generation schreiben müssen, um zu verstehen, was dieser oder jener Autor unter demselben Namen verstanden hat.

Selbstverständlich wollen wir am Prioritätsgesetz festhalten und nur die schlimmsten Härten, welche notwendig und unnötig unser Arbeiten erschweren müssen, beseitigen. Wir glauben dieses mit unseren Vorschlägen zu erreichen. Gewiß sind sie nicht vollkommen, aber sie sind, wie wir hoffen, so gefaßt, daß jeder, der

diese Härten beseitigen will, ihnen zustimmen kann. Wir bitten Sie, kleine Bedenken beiseite zu setzen, und nur das eine Ziel im Auge zu haben, die alten allgemein eingebürgerten, besonders im Unterricht gebräuchlichen Namen uns zu erhalten und die jetzige Unsicherheit und Verwirrung in der Nomenklatur nach Möglichkeit zu beseitigen.

Was die weitere Behandlung unserer Vorschläge im Falle ihrer Annahme betrifft, so beantragen wir folgendes. Nach dem Beschluß des letzten Internationalen Kongresses in Graz müssen Anträge auf Abänderung der Nomenklaturregeln ein Jahr vor dem nächsten Kongreß bei der Internationalen Nomenklaturkommission eingereicht werden. Wir müssen uns also beeilen. Weiter hat die letztere Kommission beschlossen, nur solche Anträge vor das Plenum zu bringen, welche die Zustimmung aller auf dem Kongreß anwesenden Mitglieder der Kommission gefunden haben. Dieser Beschluß ist zwar nicht vom Kongreß genehmigt worden, aber immerhin muß man damit rechnen. Um zu verhindern, daß die Kommission unsere Anträge nicht vor das Plenum bringt, scheint es uns notwendig, daß die Anträge nicht nur von dem Vorstande der Deutschen Zoologischen Gesellschaft unterzeichnet werden, sondern namentlich von allen Zoologen, die für dieselben sind, und nicht nur von den deutschen, sondern auch allen nichtdeutschen. Auf die skandinavischen und finnischen Forscher dürfen wir wohl rechnen, da sie ja in gleichem Sinne bereits sich erklärt haben. In der Schweiz hat eine Abstimmung ebenfalls eine erdrückende Majorität für die Erhaltung der alten Namen ergeben, nämlich, wie mir Herr Kollege Field mitteilt, 85 gegen 5, und in den andern Ländern wird es nicht anders sein. Erhalten wir auch hier kräftige Unterstützung, so wird es eine Kundgebung von solcher Größe, daß sie nicht ohne Wirkung bleiben kann.

Nach diesen Ausführungen stellte Herr Prof. Braun (Königsberg) den Antrag, die Vorschläge des Vorstandes en bloc anzunehmen. Der Antrag fand die einstimmige Zustimmung der Versammlung.

Vorträge.

Herr Dr. Hempelmann (Leipzig):

Das Problem der denkenden Pferde des Herrn Krall in Elberfeld.

Meine Herren! In den ersten Tagen des März dieses Jahres erschien ein Buch: „Denkende Tiere“ mit dem Untertitel: „Beiträge zur Tierseelenkunde auf Grund eigener Versuche“ von Karl Krall, einem angesehenen Bürger von Elberfeld. In diesem Buche wird zuerst eine Rehabilitation des vor einer Reihe von Jahren allgemeines Aufsehen erregenden von Osten'schen Pferdes, des „Klugen Hans“, versucht.

Dieser Kluge Hans sollte nach der Angabe seines Besitzers aus eigener psychischer Tätigkeit folgende Leistungen produzieren: Er konnte Zählen, Rechnen in den vier Hauptrechnungsarten, Buchstabieren, Lesen; er erkannte Töne, Münzen, Karten, die Zeigerstellung der Uhr und anderes mehr. Seine Antworten auf ihm gestellte Fragen bestanden in einer entsprechenden Anzahl von Klopftritten mit dem rechten Vorderfuß, nur der Schlußtritt wurde jedesmal mit dem linken Fuß gegeben. Das Buchstabieren erfolgte ebenfalls durch Angabe einer bestimmten Zahl für jeden Buchstaben nach einer besonderen Tabelle.

Im September 1904 trat unter dem Vorsitz des Berliner Psychologen, Geh. Rat Stumpf, eine Kommission zusammen, die aus Psychologen, Physiologen, Zoologen und Pferdekennern bestand, und die sich zur Aufgabe machte, zu entscheiden, ob, wie es von manchen Seiten behauptet worden war, das Pferd durch beabsichtigte Hilfen in Form irgendwelcher Zeichen zu seinen erstaunlichen Leistungen gebracht würde. In dem Urteil dieser Kommission heißt es dann: „Durch die Gesamtheit dieser Beobachtungen wird nach der Meinung der Unterzeichneten sogar auch das Vorhandensein unabsichtlicher Zeichen von der gegenwärtig bekannten Art ausgeschlossen.“

Vom 13. Oktober bis 29. November 1904 untersuchte dann eine „wissenschaftliche Kommission“ abermals den Klugen Hans, mit Geh. Rat Stumpf als Leiter und seinen beiden Assistenten, Dr. von Hornbostel als Schriftführer und dem damaligen cand. med. et phil. Pfungst, der die Versuche anstellte.

Am 9. Dezember fällte diese Kommission ein vernichtendes Gutachten, in dem es heißt: „Das Pferd versagt, wenn die Lösung der gestellten Aufgabe keinem der Anwesenden bekannt ist.“ Es sollte das Pferd auf unbewußt von dem Fragenden gegebene

optische Zeichen reagieren, indem es mit Treten aufhörte, wenn der Betreffende mit seinem Kopf oder Oberkörper oder auch nur mit einem Teil derselben eine minimale kleine Bewegung nach aufwärts machte. Pfungst schätzt diese minimalen Bewegungen, die er bei von Osten wahrgenommen haben will, auf höchstens $^1/_5$ mm; die meisten sollen weit kleiner gewesen sein.

Obwohl nun doch ein höchst merkwürdiges Phänomen vorlag, indem sich nämlich das Pferd, angespornt durch die ständig verabreichten Belohnungen in Gestalt von Mohrrüben und Zucker, ganz von selbst auf diese winzigen Zeichen dressiert haben mußte, wenn es wirklich auf dieselben reagierte, kümmerte sich die Wissenschaft nicht mehr um das vorliegende Problem. Der Kluge Hans war für die Öffentlichkeit abgetan und wurde vergessen.

Damals wurde Krall auf ihn aufmerksam, er näherte sich dem gänzlich verbitterten von Osten und arbeitete im stillen weiter mit dem Klugen Hans, da er glaubte, in dem Urteil der „wissenschaftlichen Kommission" einige Widersprüche mit den tatsächlichen Leistungen des Pferdes bemerkt zu haben.

Es kam ihm zunächst darauf an, die von der Kommission supponierten optischen Zeichen auszuschließen. Er gewöhnte das Tier deshalb an Scheuklappen und erhielt dieselben Antworten wie früher von demselben. Auch Versuche im Dunkeln gelangen.

Da außerdem eine Anzahl sogenannter „unwissentlicher Versuche" erfolgreich angestellt wurden, kam Krall zu dem Schluß, daß die einzige Erklärung, die allen Leistungen des Pferdes gerecht zu werden vermag, die Annahme einer selbständigen Denktätigkeit des Tieres sei.

Wegen des schon früher öfters zutage getretenen störrischen Wesens des Hans schaffte sich Krall zwei neue Pferde, die Araberhengste Muhamed und Zarif, an und brachte sie durch eine gegenüber der von Osten'schen wesentlich verbesserten Unterrichtsmethode in fünf Monaten zu denselben Leistungen, wie sie Hans produzierte. Es wurde eine neue Tretweise eingeführt, die übrigens Hans auch noch lernte, bei der das ermüdende Auszählen hoher Zahlen dadurch in Wegfall kam, daß die Tiere von nun ab die Einer mit dem rechten, die Zehner mit dem linken, die Hunderter wieder mit dem rechten Fuß treten mußten. Ebenso wurde eine neue vereinfachte Buchstabiertafel von Krall zusammengestellt.

Der Unterricht selbst wurde wie bei Menschenkindern unter Zuhilfenahme von Anschauungsgegenständen, Rechenmaschinen usw.

erteilt. Teilweise unterrichtete ein Elberfelder Chemiker, Dr. Schoeller, die Pferde.

Krall führte den Unterricht weiter und gelangte dabei zu folgenden in seinem Buche behandelten, wie er sagt, eigenen Leistungen der Tiere: Sie rechnen nicht nur in den vier Hauptrechnungsarten, sondern sie potenzieren und radizieren auch, und nicht nur in den bescheidenen Grenzen von Mathematikschülern, sondern in einer kaum vom erwachsenen Menschen erreichten Weise, indem sie z. B. für Quadrat- und Kubikwurzeln mit Grundzahlen von 1—100, die ihnen geboten werden, nach wenigen Sekunden das Resultat angeben. Dieses Rechentalent ist eine besondere Fähigkeit, die Krall an den Pferden entdeckt haben will. Ferner lesen die Tiere geschriebene Worte und buchstabieren ihnen vorgesprochene. Dabei ist noch als Eigentümlichkeit zu verzeichnen, daß sie, nachdem ihnen das Buchstabieren in unserer Orthographie beigebracht worden war, eines Tages anfingen, in einer eigenen abgekürzten Art zu lautieren, indem sie z. B. statt „essen“ nur „sn“, oder statt „Kappe“ nur „kp“ angaben. Sie kennen die Uhr, den Kalender und die Einteilung des Jahres. Endlich geben sie auf Fragen logische Antworten und äußern spontan, ohne gefragt zu sein, irgend etwas.

Einige der Äußerungen der Pferde seien hier angeführt: „john hfr gben“, „ig m (verabredete Kürzung für Möhren) hbn“, „ig z (dito für Zucker) haben“. Gerade diese und ähnliche werden jetzt stereotyp fast bei jeder Vorführung wiederholt, aber immer in verschiedener Form, was wohl beachtet werden muß. Muhamed, einst gefragt: „warum wolltest du nicht?“, antwortete: „weil ganz faul war“. Und auf die Frage: „warum warst du ganz faul?“ „weil ig bös kein lust hb“. Spontan sagte er ein andermal: „ig hb kein gud sdim“. Zarif ebenso einmal: „aug b (d. h. Brot) gbn ferd davel“. Den Hahn in seinem Bilderbuch wünschte Muhamed mit folgendem Ausdruck zu sehen: „ig wil aug zu lib uhn fdr“. Und Zarif hörte an demselben Abend mitten im Unterricht auf, ging an das Tretbrett, auf dem jetzt die Hufschläge markiert werden, und trat: „aug han zeign“.

Alle diese Äußerungen und sonstigen Leistungen der Pferde sollen nun nach Krall Produkte einer eigenen seelischen Tätigkeit der Pferde sein.

Ich selbst war im März dieses Jahres in Elberfeld und habe mir während dreier Tage die Pferde vorführen lassen. Eigene Versuche habe ich nicht mit ihnen angestellt, da mir von vornherein diese Zeit zu kurz erschien, um irgend etwas exakt ermitteln zu

können, denn ich hätte mich erst an die Pferde, die Pferde sich erst an mich gewöhnen müssen. Ich fand, ebenso wie zahlreiche andere, die die Pferde arbeiten sahen, daß sie tatsächlich in der von Krall angegebenen Weise sich verhalten, Fragen beantworten und Aufgaben lösen.

Zweifellos sind die Antworten der Pferde logisch, sinnvoll. Es kommt nun das große Problem: **wer** produziert diese Logik, **wer** denkt hier logisch, wirklich das Tier selbst, oder ist es der Mensch, der ihm nur in irgendeiner Weise das fertige Resultat seines Denkens übermittelt.

Beachten wir die ja zunächstliegende letztere Möglichkeit, so könnte der Mensch auf das Pferd einwirken, einmal direkt während der Vorführung, indem er ihm, wenn auch völlig unbewußt, etwa Zeichen gibt, wie sie die wissenschaftliche Kommission angenommen hatte, oder er könnte das fertige Resultat seiner Aufgaben dem Tiere schon vorher beigebracht haben, etwa während des Unterrichtes.

In dem letzteren Falle würden die Leistungen der Pferde lediglich als Ergebnisse von Assoziationen und eines allerdings fabelhaften Gedächtnisses zu erklären sein. Die ungeheure Mannigfaltigkeit der möglichen Rechenaufgaben läßt eine solche Annahme recht unwahrscheinlich erscheinen. Zudem behauptet Krall, daß die Pferde die hohen Wurzeln, die sie lösen, vorher niemals gerechnet hätten. Auch für das Buchstabieren müßte man dann annehmen, daß die Pferde rein mechanisch bei dem Erblicken eines geschriebenen oder beim Hören eines gesprochenen Buchstabens die entsprechende Zahl von Hufschlägen gäben, wobei ihnen Worte einfach als Reihen solcher Reize für eine bestimmte Tretart gelten müßten.

Nimmt man aber Zeichen an, so würden das in erster Linie wohl solche sein, die von dem Menschen bei der Lösung seiner durch die Erwartung der richtigen Zahl von Hufschlägen — denn auf diese kommen ja fast alle Antworten der Pferde hinaus — gesteigerten Spannungsgefühle in irgendeiner Weise gegeben werden.

Als solche Zeichen kämen da in Betracht optische, die aber durch die Versuche Krall's ziemlich ausgeschlossen erscheinen. Ferner akustische, wie unwillkürliches Flüstern. Sodann Schwankungen der Atmung, der Pulsfrequenz und des Blutdrucks. Man hat auch an Änderungen unserer chemischen Beschaffenheit, besonders der Sekretion gedacht. Endlich sind noch denkmöglich Temperaturschwankungen, elektrische Ströme, Strahlungen unbekannter

Art, die alle in irgend einer Weise von dem Pferd perzipiert und als Schlußzeichen betrachtet werden müßten. Von vielen solcher Zeichen wissen wir kaum, daß sie vorkommen. Noch viel weniger sind wir darüber unterrichtet, wie und mit welchen Organen das Tier diese doch in jedem Falle nur äußerst minimalen Änderungen an dem Körper des Menschen aufnehmen sollte. Wir müssen jedoch bedenken, daß ein Hund die Spur seines Herrn genau verfolgen kann, während wir auch mit den subtilsten Mitteln der Wissenschaft nicht imstande sind, dieselbe unseren Sinnen wahrnehmbar zu machen. — Jedenfalls liegen hier mannigfaltige und interessante Probleme vor.

Eine immaterielle Gedankenübertragung ist wohl ebenso wie die Annahme einer Seelenwanderung nur als reine Denkmöglichkeit zu betrachten.

Es gibt nun auch eine Anzahl von Tatsachen, die nicht ohne weiteres die Annahme von solchen einfachen Schlußzeichen zulassen, wie sie die wissenschaftliche Kommission bei dem Klugen Hans als einzige Verbindung zwischen Pferd und Fragendem vorgesehen hat. Krall weist schon selbst auf solche Tatsachen hin, und ich möchte hier einige davon zusammenstellen:

Die von ihren Lehrern erst nicht verstandene, also von den Pferden selbständig erfundene eigene Orthographie. Das verschiedene Buchstabieren der einzelnen Worte zu verschiedenen Zeiten (es existieren z. B. über 50 verschiedene Arten, das Wort „Pferd“ zu buchstabieren). Die spontanen logischen Äußerungen. Bei den Datumversuchen wurde öfters weitergezählt über den Schlußtermin des Monats hinaus, z. B. 32. 11. statt 2. 12. Krall behauptet, daß die Pferde oft ganz anders antworten, als er erwartet. Ferner geben die Pferde oft die richtige Antwort, wenn das vorher verweigerte Resultat durch Komplikation der Aufgabe umgangen wird, z. B. noch 10 zugezählt werden soll.

Krall schreibt dieses Verweigern und z. B. auch die Tatsache, daß bei schwereren Aufgaben eher richtige Antworten erzielt werden, als bei leichten, einem stark entwickelten Eigenwillen der Pferde zu. In letzterem Falle wäre auch denkbar, daß er sich bei schwereren Aufgaben selbst mehr auf das Resultat konzentriert. Sodann geben die Pferde nicht selten für eine Zahl einen Hufschlag mehr oder weniger an, aus Eigenwillen nach Krall, weil sie das Zeichen nicht genau beachteten nach Anhängern der Zeichenhypothese.

Die Annahme von Zeichen wird ferner erschwert durch die Tatsache, daß die Pferde Aufgaben, die nicht wie sonst an die

Wandtafel geschrieben waren, sondern ihnen auf kleinen Täfelchen präsentiert wurden, lange Zeit nie richtig lösten, wohl aber, wenn sie am gewohnten Platz standen. Bei Zeichen achtet das Tier doch überhaupt nur auf diese und nicht auf die Aufgabe. Einige Versuche wurden auch durch den Fernsprecher angestellt, doch sind es zu wenige, als daß sie ein exaktes Resultat ergäben. Sodann hat es sich gezeigt, daß die Pferde in Anwesenheit mancher Personen nicht so gut arbeiten, wie wenn diese entfernt wurden. Endlich sprechen gegen Zeichen die hier und da angestellten unwissentlichen Versuche und die Tatsache, daß die Pferde öfters die richtige Antwort gegeben haben, wenn der Fragende selbst im Irrtum war.

Leider sind solche Fälle, die, wenn sie unter exakten Bedingungen vorkämen, für die eigene Denktätigkeit der Pferde sprechen müßten, zu selten und zu wenig kontrollierbar, als daß man sich auf dieselben stützen könnte.

Aus meinen wörtlich von mir selbst nachgeschriebenen Protokollen sei nur noch eine Merkwürdigkeit, die zu denken gibt, erwähnt: Nimmt man Zeichen an, so müßte für jede einzelne Ziffer von mehrstelligen Zahlen je ein Zeichen gegeben werden etwa zum Aufhören mit Treten, da ja Einer, Zehner usw. mit verschiedenen Füßen getreten werden. Wenn man aus meinem Protokoll von den meist zweistelligen Zahlen, welche die Anworten der Pferde auf Rechenexempel bilden, die Einer, Zehner und Hunderter getrennt nimmt, so wurden im ganzen 354 einzelne Zahlen getreten. Unter diesen waren nur sieben Achten und nur zwei Neunen. Bei Zeichen sollte das Tier doch ebensogut nach acht oder neun Hufschlägen erst aufhören können, wie nach 5, 6 oder 7. Andererseits, wenn man rechnet, und sich dabei verrechnet, wie das die Pferde in etwa $^2/_3$ der Fälle tun, so wird man dabei doch auch ab und zu auf eine 8 oder 9, resp. 80 oder 90 in den Zehnern kommen. Allerdings betont schon Krall, daß die Hengste diese beiden Zahlen nur ungern treten, und er bittet, bei etwa selbst gestellten Aufgaben das Resultat so einzurichten, daß keine 8 oder 9 darin vorkommt.

Meine Herren! Wie wir auch den Tatsachen, die uns durch die mühevollen und kostspieligen Versuche Krall's dargeboten werden, gegenübertreten, immer stoßen wir auf interessante Probleme, die es wert erscheinen, von der Wissenschaft ernstlich in Angriff genommen zu werden. Nehmen wir Zeichen an, so taucht sofort die Frage auf, welche sind es, in welchem Zusammenhang

stehen sie mit den menschlichen Bewußtseinsvorgängen, wie perzipiert das Pferd dieselben und wie kommt das Pferd überhaupt dazu, sich auf dieselben von selbst einzustellen. Halten wir uns an Assoziationen und Gedächtnisleistungen, so wäre exakt zu ermitteln, wie weit diese Fähigkeiten bei dem Pferd ausgebildet sind. Sind wir aber von der eigenen Denktätigkeit der Tiere überzeugt, so stehen wir vor dem größten Problem, etwas ganz Neues hat sich vor uns aufgetan, und wir haben nach allen Richtungen ein neues Arbeitsgebiet vor uns.

Wenn es mir gelungen sein sollte, Sie von dem Vorhandensein solcher der Erforschung werten Probleme zu überzeugen, würde ich den Zweck dieses Vortrages als erreicht ansehen.

Diskussion:

Herr Prof. H. E. Ziegler (Stuttgart) legt in längerer Ausführung dar, daß die Versuche des Herrn von Osten und des Herrn Krall für die Tierpsychologie sehr wichtig sind. Da die Pferde durch den Unterricht die Fähigkeit erwerben, Zahlen und Buchstaben anzugeben, können wir einen Einblick in die Tierseele gewinnen, wie es bisher nicht möglich war. Niemand hat bis jetzt geahnt, daß Pferde imstande sind, ziemlich schwierige Rechnungen auszuführen[1]). Ebensowenig dachte man an die Möglichkeit, daß sie in Buchstaben eigene Gedanken ausdrücken könnten. Man darf sich der Einsicht nicht verschließen, daß hier eine neue Methode zu erstaunlichen neuen Beobachtungen geführt hat. Es ist das Verdienst des Herrn Krall, daß er, ohne sich durch das Gutachten der sog. wissenschaftlichen Kommission beirren zu lassen, die Versuche am Klugen Hans fortgesetzt und neue Pferde unterrichtet hat, so daß das eigene Denken der Tiere erwiesen wurde.

Im Anschluß an diese Ausführungen zeigt Prof. Ziegler eine Anzahl von Lichtbildern von Säugetiergehirnen. Die Hemisphären des Pferdegehirns besitzen ein sehr schön ausgebildetes System von Furchen und Windungen; man kann schon aus der Betrachtung der Gehirne den Schluß ziehen, daß ein Pferd auf einer höheren geistigen Stufe steht als ein Schaf oder ein Rind. Vergleicht man das Gehirn eines Hundes oder das Gehirn eines niederen Affen, so weisen sie bei weitem weniger Furchen auf als das Pferdegehirn.

---

[1]) Dabei mag zunächst noch von dem Wurzelausziehen abgesehen werden, welches zurzeit noch nicht erklärlich ist.

Herr Prof. zur Strassen (Frankfurt): Ich stimme den Herren Hempelmann und Ziegler darin bei, daß es über die Elberfelder Pferde nichts zu spotten gibt. Von Schwindel kann keine Rede sein, die Tatsachen stehen fest, und die bis dahin berechtigte einfache Hypothese Pfungst's, daß die Pferde durch optische Signale geleitet würden, halte auch ich für nunmehr überholt. Andererseits stehe ich freilich in der Beurteilung der noch vorhandenen Deutungsmöglichkeiten: entweder selbständige Gehirnleistung der Pferde oder nichtoptische Signalgebung, auf anderem Standpunkte als Herr Prof. Ziegler und als Krall selbst.

Da es sich vorläufig, mangels einwandfreier Versuche, nur um die Abschätzung größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeiten handeln kann, ist es vor allem nötig, sich klar zu machen, daß ein erheblicher Teil des von den Pferden Geleisteten über das, was man von andern Säugetieren kennt und darum auch bei Pferden vermuten durfte, nicht oder kaum hinausgeht. Pferde sind reizbar für optische Bilder und besitzen für die aus eigenen Bewegungen hervorgehenden „kinästhetischen" Reize eine hohe Empfindlichkeit; sie haben ferner, wie jedes höhere Tier, die Gabe, auf Grund guter oder schlechter Erfahrungen optische Bilder mit eigenen Bewegungen zu assoziieren und im Gedächtnis zu behalten. Dann wäre es weiter nicht auffallend, wenn ein Pferd gewissermaßen „lesen lernte", d. h. beim Erscheinen eines bestimmten Buchstaben- oder Zahlenzeichens mit der dazu passenden, durch frühere Erfahrung eingeprägten Folge von Hufschlägen reagierte. Daß die Pferde eine zweistellige Zahl in der Weise bezeichnen lernten, daß sie zuerst die links stehende mit dem linken, dann die rechte mit dem rechten Fuße treten, wäre sehr interessant, aber nicht gerade verblüffend. Ebensowenig, wenn sie auf hochkomplizierte Zahlenbilder, wie das einer Rechenaufgabe mit Wurzeln und Brüchen, eine richtige Antwort, die sie bei früherer Gelegenheit als sogenannte Lösung mit gutem Erfolge gegeben haben, immer wieder produzierten. Und wie auf Bilder von Zahlen oder Buchstaben, könnten sie auf die von Menschen, Pferden usw. mit gewissen dazu passenden Trittfolgen reagieren lernen. Für die Assoziation von Tönen gilt das gleiche. Daß ein Pferd auf das Erklingen eines bestimmten Wortes hin eine entsprechende Folge von Huftritten ausführen lernt, fände ich nicht sehr merkwürdig. Eher schon, wenn es wahr ist, daß Muhamed und Zarif auch unbekannte Wörter, z. B. fremde Namen, selbständig buchstabieren: sie hätten sich dann die zu den einzelnen Lauten oder Silben gehörigen Tritt-

folgen eingeprägt und brächten sie in derselben Reihenfolge, in der jene Laute erklingen, zur Ausführung. Ziemlich einfach wäre es auch, wenn die Pferde lernten, ihrerseits Gruppen von Huftritten zum besten zu geben, deren nützlicher Erfolg ihnen früher bekannt geworden ist, z. B. diejenigen, die nach der Ansicht ihrers Lehrers „bin müde", „Stall gehen", „Hafer haben" usw. bedeuten. Alle solche Leistungen blieben im Rahmen des Lernens aus Erfahrung durch unmittelbare Assoziation und erhielten ihren überraschenden Anschein nur durch die assoziierte Bewegungsform, das Zahlentreten, bei dem ein ganz enormes, dem Pferde aber ohne weiteres zuzugestehendes Gedächtnis für kinästhetische Erlebnisse vorausgesetzt wird.

Wenn also die Elberfelder Pferde nichts anderes leisteten, als was sie durch unmittelbare Assoziation — mit oder ohne Absicht ihres Lehrers — gelernt haben können, so hielte ich die Annahme, daß sie es in der Tat gelernt haben, für keineswegs gewagt; und jedenfalls für wahrscheinlicher, als die immerhin anspruchsvolle Hypothese, sie würden dabei durch unbekannte Signale der Menschen angeleitet. Aber die Pferde geben ja richtige Antworten auch dann, wenn sie vor Rechenaufgaben gestellt sind, die sie niemals zuvor gesehen haben! In solchen Fällen wird das Wahrscheinlichkeitsverhältnis der beiderlei möglichen Erklärungen ein völlig anderes.

Es gibt gewisse Rechenexempel, deren selbständige Lösung noch nicht gar so unwahrscheinlich wäre. Die Pferde könnten z. B. im Unterricht gelernt haben, daß zwei durch + verbundene einfache Zahlen unmittelbar nacheinander zu treten sind, und nun die an die Tafel geschriebene für sie neue Aufgabe 4 + 3 richtig addieren. Oder Erfahrung hätte sie vielleicht gelehrt, daß bei der Addition zweistelliger Zahlen zuerst die Zehner für sich, danach die Einer getreten werden müssen; also klopften sie bei der Aufgabe 12 + 13 erst zweimal links, dann fünfmal rechts, = 25. Lösungen dieser Art würden zwar selbständig, im Grunde aber doch nur eine besondere Form des Abzählens sein. Aber schon die Aufgabe 7 + 4 wäre enorm viel komplizierter. Hier wäre mit bloßem Treten beider Zahlen nacheinander nichts getan. Sondern die Lösung 11 müßte im Gehirn des Pferdes vollzogen sein und sich geltend machen, ehe es mit dem Treten beginnt. Das ginge wohl über alles von Tieren Bekannte schon weit hinaus. Und doch welch unermeßlicher Abstand von da bis zu der angeblichen Lösung der fünften Wurzel aus einer Millionenzahl — im Laufe von

Sekunden, und ohne daß vorher auch nur die Methode durchgenommen worden wäre! Ich sage nicht, daß das unmöglich sei; woher sollte ich das wissen. Aber die Wahrscheinlichkeit einer selbständigen Gehirnleistung des Pferdes ist in dem genannten Falle und zahllosen ähnlichen, Rechenaufgaben und sonstigen Antworten, so verschwindend klein, daß nunmehr die Hypothese einer Lenkung des Pferdes durch unwillkürliche Signalgebung von seiten des fragenden Menschen bei weitem die wahrscheinlichere wird. Diese sparsamere Hypothese muß deshalb gelten, bis ihre Unhaltbarkeit durch einwandfreie, d. h. „unwissentliche“ Versuche nachgewiesen ist. Solche liegen bis jetzt nicht vor. Wenn Herr Krall, wie berichtet wird, bei dem Versuch mit der fünften Wurzel hinter einer Türe stand, so hat er damit zwar optische, nicht aber andere mögliche Übertragungsarten ausgeschlossen.

Ähnlich beurteile ich die angeblich improvisierten, in deutscher Sprache erfolgten Äußerungen der Pferde über ihre Wünsche und Erlebnisse. Ich muß bis zum Beweis des Gegenteils glauben, daß der logische Sinn dieser Äußerungen nicht von den Pferden, sondern von den Fragenden stammt. Und was ich selbst davon gesehen habe, bestärkt mich darin. Bei unserer Anwesenheit in Elberfeld waren die Tiere sehr unzuverlässig, rechneten schlecht, und wenn sie aufgefordert wurden, von sich aus etwas mitzuteilen, so „diktierten“ sie Folgen von Buchstaben, die niemand verstand. Dann hieß es: „du faselst ja“, „das begreifen wir nicht“, — es wurde weggewischt und etwas anderes geschrieben. Sobald aber einmal mit gutem Willen irgendein Sinn herausgelesen werden konnte — und bei der schwankenden „Orthographie“ der Pferde ist das ziemlich leicht —, so änderte sich das Bild. Jetzt schienen plötzlich auch die Pferde zu wissen, was sie sagen wollten, und blieben, zur Korrektur des Geschriebenen aufgefordert, keine Antwort schuldig: was fehlt? — n!; an welcher Stelle? — 3! Was muß fort? — t! usw. Im Nu stand das Wort, das die Gesellschaft im Sinne hatte, richtig geschrieben an der Tafel. Solcher Szenen erlebte ich zwanzig bis dreißig, und jedesmal ging es Schlag auf Schlag. — Die von den Pferden angeblich selbst erfundene phonetische Orthographie bildet auch kein Gegenargument gegen die Signalhypothese. Es ist mir wahrscheinlich, daß diese Orthographie nicht durch Gehirntätigkeit der Pferde, sondern dadurch entstanden ist, daß Herr Krall beim Unterricht geneigt war, Antworten auch dann als richtig gelten zu lassen, wenn sie nicht in deutscher Rechtschreibung, sondern eben „phonetisch“ buchstabiert

waren. Und in der sonderbaren Tatsache, daß die Pferde den Namen ihrer Spezies auf fünfzigerlei verschiedene Weise schreiben, erblicke ich vorläufig weniger den Ausdruck ihrer „Flüchtigkeit“ als den der — Nachsicht ihres Lehrers.

Wenn wir nun schon gezwungen sind, zur Deutung eines bestimmten Teiles der Elberfelder Leistungen unwillkürliche Signale der Menschen anzunehmen, so ändert sich das Wahrscheinlichkeitsverhältnis auch für diejenigen Fälle, die a priori auf einfacher Assoziation beruhen könnten: die Signalhypothese wird jetzt auch dort konkurrenzfähiger, und mancher möchte sich vielleicht für die Annahme entscheiden, daß überhaupt alle Leistungen der Pferde durch menschliche Signalgebung ermöglicht würden, so wie es Pfungst für seine optischen Signale vermutete. Doch stehen, wie mir scheint, die Chancen der beiden Deutungsmöglichkeiten hier ungefähr gleich; nur einwandfreie Versuche können daher entscheiden. Und wenn man ein isoliertes Ergebnis gelten lassen will, so würde schon jetzt bewiesen sein, daß in der Tat ein Teil der Rechenkünste auf wirklicher Assoziation beruht. Um festzustellen, ob die Tiere überhaupt auf die optischen Bilder der Zahlen reagieren, unternahm ich folgenden „unwissentlichen“ Versuch. Während alle im Stall Befindlichen, auch ich selbst, fest nach dem Pferde blickten, griff ich rücklings aus einem Paket Kartons, worauf die Zahlen standen, einen heraus und stellte ihn an die Tafel. Muhamed sollte die Ziffer nennen, weigerte sich aber und wiederholte trotz allen Drängens von seiten des Herrn Krall immer nur die wedelnde Bewegung von Hals und Kopf, die „nein“ oder „nichts“ bedeutet. Als wir uns endlich umsahen, ergab sich, daß er im Rechte war: was ich hingestellt hatte, war die 3, aber falsch herum! War nicht ein Zufall im Spiele, so zeigte dieser Versuch, daß Muhamed nicht nur Zahlenbilder mit Huftritten, sondern auch den Reiz der „Notlage“, in der er sich befindet, wenn er zum Antworten gedrängt wird und doch dazu außerstande ist, mit Kopfschütteln assoziiert hatte.

Im ganzen ist mein Urteil folgendes. Ich halte für fast gewiß, daß das Studium der Elberfelder Pferde zur Feststellung einer Art von unwillkürlicher Signalgebung zwischen Mensch und Pferden führen wird, die man bisher nicht kannte oder nicht für so leistungsfähig hielt. Sehr wahrscheinlich wird ferner ein unvermutet hoher Grad von assoziativer Lernfähigkeit der Pferde nachgewiesen werden. Daß Herr Krall die Wege zu solchen Erkenntnissen geebnet hat, bleibt sein dauerndes Verdienst. Daß aber ein Um-

sturz der ganzen Tierpsychologie durch seine Arbeit eingetreten sei oder in Aussicht stehe, glaube ich nicht.

Herr Dr. P. Sarasin (Basel) teilt mit, daß er nach Elberfeld zu Herrn Krall reisen wird, welcher ihm die Pferde vorführen wolle, und der zugleich auch andere Teilnehmer des Zoologenkongresses zu einer Besichtigung der Tiere einlade.

Herr Dr. Thesing (Leipzig): Eine wissenschaftliche Nachprüfung wäre gewiß zu wünschen. Voraussetzung dafür ist aber, daß Herr Krall den Versuchen fernbleibt. Bei Durchsicht der Protokolle fällt es auf, daß leichte Fragen viel zahlreichere Fehler zeitigen als schwere. Weiter spricht sowohl gegen eigene Denkfähigkeit wie gegen Ausbildung von Assoziationen die auffallend kurze Zeit des Unterrichts.

Herr Prof. Pütter (Bonn): Zur sachlichen Beurteilung des Falles des klugen Hans ist wichtig, daß das Tier angebliche Fähigkeiten zeigte, die noch weit höher erscheinen, als der Herr Vortragende erwähnte. Der kluge Hans buchstabierte den Namen Plüskow mit w am Ende, den Namen Bethmann richtig mit th. Auch französische Fragen wurden richtig beantwortet, ebenso Fragen, die ganz undeutlich gestellt waren. Es kommt eben auf die Frage nicht an. Einer wissenschaftlichen Untersuchung steht der Widerstand des Herrn Krall entgegen, der dem kompetentesten Beurteiler, Herrn Pfungst, trotz dreimaliger Bitte, eine Untersuchung der Tiere nicht gestattet hat. Zur Kritik der Methodik sei erwähnt, daß die sogenannten „Dunkelversuche“ damit anfingen, daß . . . eine oder mehrere Kerzen angezündet wurden, deren Zahl oder Stellung die Pferde angeben mußten! Unwissentliche Versuche sind Herrn Krall in der erdrückenden Mehrzahl der Fälle mißlungen, wie allen anderen Experimentatoren auch.

Herr Prof. K. Heider (Innsbruck):

Über Organverlagerungen bei der Echinodermen-Metamorphose.

Das Folgende ist nichts weiter, als die Überwindung subjektiver Schwierigkeiten, die mir allemal fühlbar wurden, wenn ich in meinem Kolleg über vergl. Embryologie dazu kam, die Echinodermen-Metamorphose zu behandeln. Ich schließe mich in allen wesentlichen Punkten den Auschauungen an, welche von Bather[1]) entwickelt wurden. Als Grundlage dienen uns hierbei, insoweit die Pelma-

[1]) F. A. Bather, The Echinoderma, in E. Ray Lankester's: Treatise on Zoology Part. III. London 1900.

tozoen in Frage kommen, die Angaben über *Antedon*-Entwicklung. Ich habe mich hauptsächlich an Seeliger[1]) gehalten. Was die *Eleutherozoa* anbelangt, so scheinen mir vor allem die Asteriden in ihrer Metamorphose klärend zu wirken und unter ihnen ist *Asterina* durch die Untersuchungen von Ludwig[2]), Mac Bride[3]) und Goto[4]) am besten bekannt. Die vergleichenden Studien von Bury[5]) und die Angaben von Caswell Grave[6]) sind ebenfalls für die Entwicklung unserer Anschauungen von Bedeutung geworden.

Wenn wir eine beliebige Echinodermenlarve, welche bereits die Anlagen des jungen Echinoderms erkennen läßt, betrachten, so finden wir diese Anlagen in der verschiedensten Weise zu den Achsen und Ebenen der Larve orientiert. Wir sehen z. B. an der bekannten von Joh. Müller[7]) dargestellten *Bipinnaria* die Anlage der Bauchseite des Seesterns auf der linken Seite der Larve, die der Rückenseite mehr auf der rechten Seite gelegen. Aber die beiden Anlagen sind weder zueinander parallel, noch parallel etwa zur Medianebene der Larve. Sie nehmen eine schwer zu schildernde schräge Lage ein. Ebenso sehen wir an dem von Joh. Müller dargestellten Ophiuridenpluteus[8]) den jungen Schlangenstern schräg im Pluteus gelagert. Zwei seiner Arme liegen rechts mehr dorsalwärts, drei links mehr an der Ventralseite. Wir alle wissen, welche Schwierigkeiten wir haben, uns von der Lage der Anlagen und ihrer Verschiebung bei *Asterina gibbosa* eine Vorstellung zu bilden. Es

---

[1]) O. Seeliger, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrbücher (Anat.), VI. Bd., 1892.

[2]) H. Ludwig, Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa*. Zeit. f. Wiss. Zoologie, 37. Bd., 1882.

[3]) E. W. Mac Bride, The development of Asterina gibbosa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 38, 1896.

[4]) S. Goto, Some Points in the Metamorphosis of Asterina gibbosa. Journ. Coll. Sc. Tokyo, Vol. 10, 1898.

[5]) H. Bury, Studies in the Embryology of Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 29, 1889. — The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 38, 1896.

[6]) C. Grave, On the Occurrence among Echinoderms of Larvae with Cilia arranged in transverse Rings, with a Suggestion as to their Significance. Biol. Bull. Vol. 5, 1903.

[7]) Joh. Müller, Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Vierte Abhandlung. Abh. Ac. Wiss. Berlin. 1852. Taf. V Fig. 3 reproduziert in Korschelt-Heider, Lehrbuch der vgl. Entwicklungsgesch. d. W. Th. Spec. Th., 1. Heft, p. 288 Fig. 209.

[8]) Joh. Müller, Über die Ophiurenlarven des Adriatischen Meeres. Abh. Ac. Wiss. Berlin. 1852. Taf. V Fig. 1.

handelt sich bei diesen verschiedenen schrägen Lagen offenbar nur um verschiedene Stadien einer bestimmt gerichteten Anlagenwanderung. Ich habe den Versuch gemacht, mir nach der Literatur von diesen Verschiebungen ein Bild zu entwerfen, und sie in einzelne Akte, in bestimmt orientierte Stufen aufzulösen. Es sei gestattet, dieses Bild in die Form phylogenetischer Betrachtung zu kleiden. Ich unterscheide vier Stufen in der Metamorphose der Echinodermen.

I. Stufe. Primär bilateral-symmetrische Larvenformen. Ihnen entspricht die Fiktion einer *Dipleurula,* welche von Semon in die Literatur eingeführt, von Lang, Bather u. a. akzeptiert wurde. Ich habe sie von diesen Autoren übernommen und nur in einigen Punkten, die unwesentlich sind, modifiziert. Ich denke mir die *Dipleurula* (Fig. 1 *A* und *B*) als ein *Rhabdopleura-* oder *Cephalodiscus*-ähnliches Wesen, welches in Röhren wohnte, in denen es nach Art der Spannerraupen oder Hirudineen klettern konnte. Dementsprechend habe ich die *Dipleurula* mit zwei tentakeltragenden Lophophorarmen und mit einem vorderen und hinteren Saugnapf ausgestattet. Von diesen hat sich der vordere Saugnapf an der Larve von *Antedon* erhalten. Er dient zur Festheftung der Larve bei dem Übergang zum festsitzenden Stadium. Daß die Echinodermen ursprünglich nur zwei Arme besaßen, geht aus den paläontologischen Befunden mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit hervor. Wir müssen der *Dipleurula* einen ventralwärts eingekrümmten Darm zuschreiben. Nach dieser Richtung deuten alle Echinodermenlarven mit Ausnahme der Auricularien, auf die ich weniger Gewicht legen möchte. Der Darm, ursprünglich in Ösophagus, Magen und Intestinum gegliedert, war also hufeisenförmig, das Intestinum ventralwärts eingeschlagen, der After an der Ventralseite nach vorne verlagert.

Die *Dipleurula* besaß drei Paare von Coelomsäcken, welche ich als Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel bezeichne. Die beiden Axocoelsäcke, im Kopflappen gelegen, münden an der Dorsalseite mit einem Hydroporus nach außen. Aus dem linken Axocoel geht der Axialsinus der ausgebildeten Form, aus dem Porenkanal der Primärporus der Madreporenplatte hervor. Die beiden Hydrocoelsäcke sind durch Kanäle an das Axocoel jederseits angeschlossen; der linksseitige dieser Verbindungsgänge erhält sich als Steinkanal. Das rechte Axocoel und Hydrocoel wird bis auf spärliche Reste rückgebildet. Am umfangreichsten ist das dritte Paar von Coelomsäcken: die beiden Somatocoele, welche zu den Seiten des Magens gelegen ein dorsales und ventrales Mesenterium bilden. Im ventralen Mesenterium ist das Intestinum eingeschlossen.

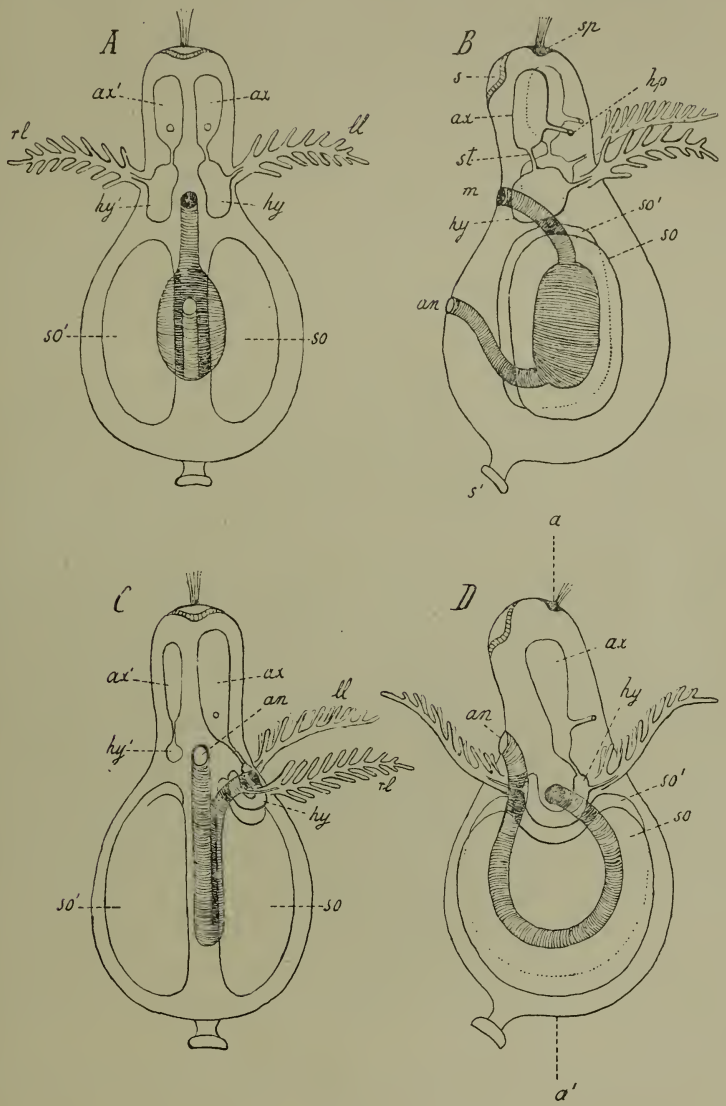
II. Asymmetrische Stufe. Die zweite Stufe, in welcher das linke Hydrocoel Hufeisenform annimmt, ist asymmetrisch gebaut. Wir erkennen, wenn wir sie von der Ventralseite betrachten (Fig. 1 *C*), daß die linke Körperseite reicher an Organbildungen ist, als die rechte. Der Mund ist nun nach der linken Körperseite verlagert und durch diese Verschiebung wird das linke Hydrocoel hufeisenförmig eingebuchtet. Es wird zur Anlage des Ambulacralgefäßsystems. Die Ursprungsstellen der beiden Lophophorarme sind mit dem Munde auf das innigste verbunden. Sie wandern mit dem Munde nach links und hierbei wird der ursprünglich rechte Lophophorarm (Fig. 1 *A* und *C, rl*) an das linke Hydrocoel (*hy*) angeschlossen, während das rechte Hydrocoel (*hy'*) rückgebildet wird. Es ist dies ein schwer zu erklärender Fall von Methoriasis (im Sinne von Schimkewitsch). Man wird sich wohl vorstellen müssen, daß ursprünglich beide Hydrocoele durch Rückbildung der sie trennenden Mesenterien zu einem gemeinsamen, den Ösophagus umziehenden Ring verschmolzen, worauf dann der ursprünglich rechte Lophophorarm längs dieses Ringes vom Bereich des rechten in den des linken Hydrocoels hinüberwanderte. Ich bin auch nicht in der Lage, anzudeuten, warum der Mund mit seinen Armen nach links verlagert wurde. Aber die Tatsache, daß der Mund des ausgebildeten Echinoderms links gebildet wird, und daß sich in seinem Umkreise die fünf Arme ausbilden, zwingt uns zu dieser Vorstellung. Ich möchte nur allgemein darauf hinweisen, daß tubikole Lebensweise asymmetrische Körperentwicklung begünstigt. Ich erinnere an gewisse Asymmetrien im Bau von *Phoronis*. Von *Rhabdopleura* gibt Schepotieff[1]) an, daß sich bei den meisten Tieren eine Asymmetrie erkennen läßt, die sich in der stärkeren Entwicklung der linken Körperhälfte, sowie in der Lage einiger Organe z. B. des Mundes, auf der linken Körperseite ausspricht. Auch die Asymmetrie der *Amphioxus*-Larve wäre hier heranzuziehen. Man wird, wenn man die Asymmetrie dieses Stadiums der Echinodermenentwicklung erklären will, zuerst die Frage zu erledigen haben, wie *Rhabdopleura* zu der gleichen Art von Asymmetrie gekommen ist.

Ich nehme an, daß in diesem Stadium der Darmkanal eine Veränderung erlitten hat. Die Gliederung in Ösophagus, Magen und Intestinum wurde undeutlicher und der After noch mehr nach vorne verlagert (Fig. 1 *D*). Der Darm beschreibt jetzt vom Munde

---

[1]) A. Schepotieff, Über Organisation und Knospung von Rhabdopleura. Zool. Anz., 28. Bd., 1905.

ausgehend eine Zirkeltour im Sinne des Uhrzeigers. Es ist dies jener Verlauf, den wir von der *Antedon*-Larve kennen. Diese



Figur 1.

A Dipleurula, Ansicht von der Ventralseite.
B „ „ „ „ linken Körperseite.
C Asymmetrische Stufe, Ansicht von der Ventralseite.
D „ „ „ „ „ linken Körperseite

a—a' Körperlängsachse, *an* After, *ax* linkes Axocoel, *ax'* rechtes Axocoel, *hp* Hydroporus, (Primärporus der Madreporenplatte), *hy* linkes Hydrocoel, *hy'* rechtes Hydrocoel, *ll* linker Lophophorarm, *m* Mund, *rl* rechter Lophophorarm, *s* vorderer Saugnapf, *s'* hinterer Saugnapf, *sp* Scheitelplatte, *st* Steinkanal, *so* linkes Somatocoel, *so'* rechtes Somatocoel.

zirkuläre Darmanlage liegt nach wie vor im dorsoventralen Mesenterium der Larve.

Wenn wir den Mund, das ihn umziehende Hydrocoel (Fig. 1 *D*) und die beiden Lophophorarme zusammengenommen betrachten, so fällt auf, daß dieser ganze Komplex für sich bilateral-symmetrisch orientiert ist. Ich bezeichne jene Ebene, welche, durch den Mund gelegt, das Hufeisen der Hydrocoelanlage in zwei gleiche Hälften teilt, als „Medianebene des Echinoderms". Sie steht in diesem Stadium senkrecht auf die Medianebene des Larvenkörpers, welche in Fig. 1 *D* mit der Ebene des Papiers zusammenfällt. Jene Linie, in welcher die Medianebene der Larve und die des Echinoderms sich schneiden, fällt mit der Körperlängsachse (Fig. 1 *D a—a'*) zusammen.

Aus ähnlichen Ursachen, wie diejenigen waren, welche das Hydrocoel zu hufeisenförmiger Einkrümmung führten, wird auch das Somatocoel halbmondförmig eingebuchtet (Fig. 1 *D so* und *so'*, vgl. auch Fig. 2 *E*). Es handelt sich hierbei um eine gewisse Tendenz, sämtliche Organe des Körpers um den Mund, als Mittelpunkt des Echinodermenkörpers zu massieren. Wir können nun ein ventrales und ein dorsales Horn des linken Somatocoels unterscheiden (so in Fig. 1 *D*), welche in den embryologischen Arbeiten der letzten Jahre eine gewisse Rolle spielen. Würden die beiden Hörner den Ösophagus so weit umwachsen, bis sie sich vorne berühren, so würden sie miteinander ein auf der Oralseite des Echinoderms senkrecht stehendes vertikales Mesenterium bilden, welches in der Medianebene des Echinoderms gelegen ist. Dies vertikale Mesenterium kommt in der auf ein späteres Stadium sich beziehenden Fig. 2 *G* am besten zum Ausdruck. Wir kennen es aus der *Antedon*-Entwicklung; es bildet bei den Holothurien jenen vordersten Abschnitt des dorsalen Mesenteriums, in welchem der Steinkanal und der Genitalausführungsgang gelegen ist (Bury); bei den Asteriden wird zwischen beide Blätter dieses Mesenteriums der Axialsinus aufgenommen.

In ähnlicher Weise, wie das linke Somatocoel, wird auch der rechte Somatocoelsack hufeisenförmig umgebildet (Fig. 1 *D so'*). Er liefert bei *Antedon* jenen Teil des vertikalen Mesenteriums, in welchem das Axialorgan gelegen ist (vgl. Fig. 2 *G so'*).

III. Stufe. Sekundäre Symmetrisation. War früher der Mund von der ventralen Mittellinie nach der linken Körperseite gewandert, so wandert er jetzt wieder nach der Ventralseite zurück, wo er schließlich ungefähr die gleiche Lage einnimmt wie

in der primär bilateralen Larve, nur etwas weiter hinten (man vergleiche diesbezüglich die Fig. 1 *A*, *C* und 2 *E*, wo die Mundöffnung schwarz ausgefüllt ist). Wenn man diesen Vorgang betrachtet, so hat man den Eindruck, wie wenn der Mund nur deshalb vorübergehend nach links gewandert wäre, um sich von dort die Hydrocoelanlage zu holen. In Wirklichkeit handelt es sich um einen viel eingreifenderen Prozeß. Denn der Mund wird bei seiner Rückwanderung nicht bloß vom Hydrocoel und den beiden Lophophorarmen begleitet, sondern auch die Somatocoele machen eine Verlagerung in gleichem Sinne mit. Es handelt sich um eine Drehung des gesamten Eingeweidekomplexes im Verhältnis zum Larvenkörper um 90°, wobei die Körperlängsachse (*a*—*a'* in Fig. 1 *D*) als Drehungsachse dient, mit dem Resultate, daß nun die Medianebene des Echinoderms mit der ursprünglichen Medianebene der Larve zusammenfällt. Ich nenne diesen Prozeß: sekundäre Symmetrisation und die Drehungsbewegung, welche die Anlage des Echinoderms im Verhältnis zum Larvenkörper durchmacht, nenne ich: Torsion. Man könnte sich vorstellen, daß der Kopflappen, welcher uns den Larvenrest darstellt, in seiner Lage fixiert wäre, und daß das hintere Körperende, welches die Anlage des Echinoderms enthält, solange um die Körperlängsachse gedreht würde, bis die Medianebene des Echinoderms mit der Medianebene der Larve zusammenfällt. So erklären sich jene sekundär bilateralsymmetrischen Larvenformen, von denen uns Caswell Grave ein schönes Beispiel für *Ophiura brevispina* vorführt[1]). Auch Joh. Müller bildet ein späteres Entwicklungsstadium des *Pluteus paradoxus* ab, in welchem die Symmetrieebene des jungen Schlangensterns mit der des Pluteus zusammenfällt[2]). So erklärt es sich auch, wie S. Goto zur Ansicht kommen konnte, daß sich die Symmetrieebene der Larve als Medianebene des ausgebildeten Seesterns erhält[3]).

Es ist von Interesse, die Lage der Organe in der primär symmetrischen Larve (Fig. 1 *A* und *B*) mit der in der sekundär symmetrisierten (Fig. 2 *E* und *F*) zu vergleichen. In der primär symmetrischen Larve lag die Darmschleife in der Medianebene (Fig. 1 *A*). Jetzt liegt sie in der Frontalebene (Fig. 2 *E*). Dem-

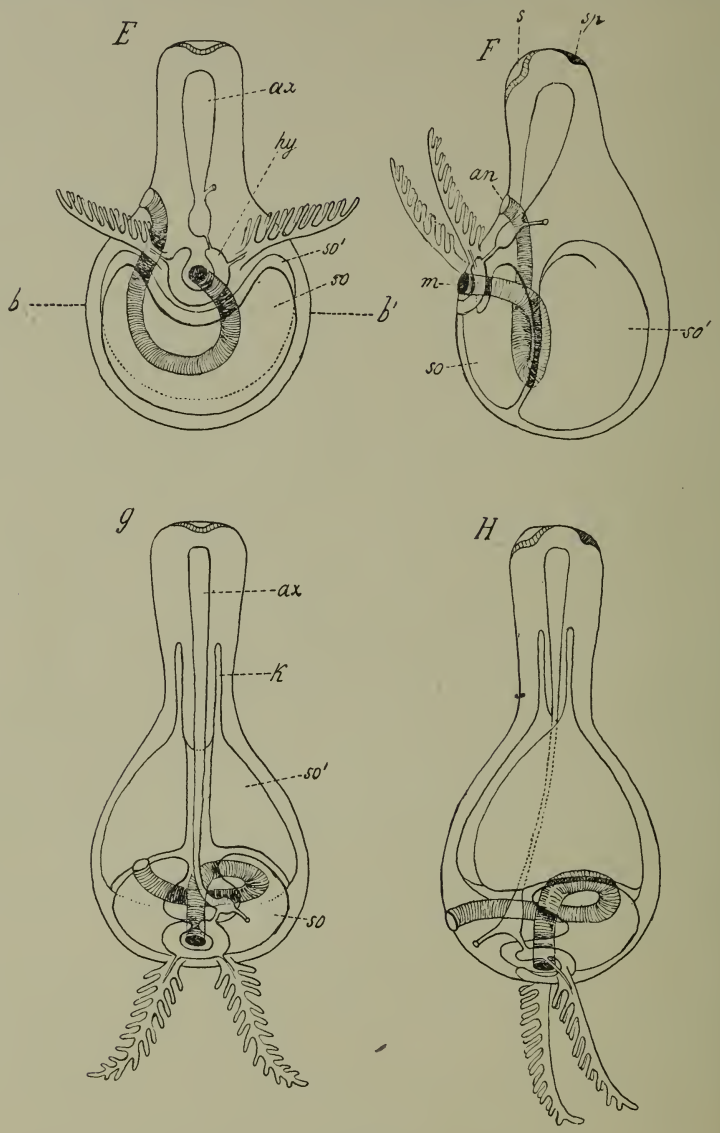
---

[1]) Caswell Grave, On the Occurrence among Echinoderms of Larve with Cilia arranged in transverse Rings etc. Biol. Bull. Vol. 5, 1903, p. 173.

[2]) Joh. Müller, Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abh. Acad. Wiss. Berlin, 1846, Taf. I Fig. 9.

[3]) S. Goto, The Metamorphosis of Asterias pallida etc. Journ. Coll. Sc. Tokyo, Vol. 10, 1898.

entsprechend ist auch das früher dorsoventrale Mesenterium in die frontale Lage gewandert. Der ursprünglich linke Somatocoelsack



Figur 2.

E sekundär symmetrische Stufe, Ansicht von der Ventralseite.
F „ „ „ „ „ „ linken Körperseite.
G nach erfolgter Elevation, Ansicht von der Ventralseite.
H „ „ „ „ „ „ linken Körperseite.

an After, *ax* Axocoel, *b*—*b'* Transversalaxe, um welche die Drehung beim Übergang vom Stadium *E* in das Stadium *G* erfolgt, *hy* Hydrocoel, *k* Anlage des gekammerten Organs, welches bei Antedon aus 5 Divertikeln von *so'* besteht, *m* Mund, *s* vorderer Saugnapf, *so* ursprünglich linkes Somatocoel, *so'* ursprünglich rechtes Somatocoel, *sp* Scheitelplatte.

(Fig. 1 *A so*) liegt jetzt auf der Bauchseite (Fig. 2 *E so*); das ursprünglich rechte Somatocoel (Fig. 1 *A so'*) nimmt eine dorsale Lagerung ein (Fig 2 *E so'*). Da im Umkreise dieser Coelomsäcke auch die primären Plattencyclen ausgebildet werden: die Oralia und Terminalia im Umkreise des ursprünglich linken Somatocoels, die apicalen Plattencyclen im Umkreise des ursprünglich rechten Somatocoels, so erklären sich auf diese Weise die Verlagerungen, welche die Skelettanlage durchmacht. Es wird jetzt verständlich, warum z. B. die Anlage des Seesternrückens ursprünglich mehr an der rechten Körperseite gelagert war, während sie später an der Dorsalseite der Bipinnaria vorgefunden wird.

IV. Stufe. a) Elevation. Der letzte Umwandlungsprozeß den wir ins Auge zu fassen haben, nimmt bei den *Pelmatozoen* einen anderen Verlauf als bei den *Eleutherozoa*; daher sie gesondert zu betrachten sind. Ich will diese Bewegung bei den Pelmatozoen als Elevation bezeichnen. Sie steht in inniger Beziehung zu der nun eintretenden definitiven Festheftung des sedentären Pelmatozoons und umfaßt jene Verschiebungen, durch welche der Kelch des jungen Crinoids in seine definitive Stellung gegenüber dem Larvenrest, der hier zum Anheftungsstiel wird, gebracht wird (Fig. 2 *G* und *H*). Diese Aufrichtung vollzieht sich um eine transversale, von rechts nach links ziehende Achse (*b—b'* in Fig. 2 *E*), derart, daß die Medianebene des Echinoderms mit der Medianebene des Larvenrestes in Deckung verbleibt. Durch diese Bewegung kommt der Mund jetzt an jene Stelle, welche früher das Hinterende der Körperlängsachse der Larve bezeichnete. Die Darmspirale und mit ihr das den Darm befestigende Mesenterium nimmt nun im Kelch des pentacrinoiden Stadiums eine transversale oder horizontale Lage ein. Wir können jetzt von einem horizontalen Mesenterium sprechen, welches von dem früher erwähnten vertikalen Mesenterium wohl zu unterscheiden ist. Das horizontale Mesenterium bildet die Grenze zwischen ursprünglich rechtem (Fig. 2 *G so'*) und ursprünglich linkem Somatocoelsack (*so*), während das vertikale Mesenterium sich zwischen den beiden Hörnern ein und desselben Coelomsackes entwickelt. Das ursprünglich linke Somatocoel (*so* in Fig. 1 *A* und Fig. 2 *G*) wird zum Coelom der aktinalen oder oralen Körperhälfte, das ursprünglich rechte Somatocoel (*so'* in Fig. 1 *A* und Fig. 2 *G*) zum Coelom der abaktinalen oder aboralen Hälfte.

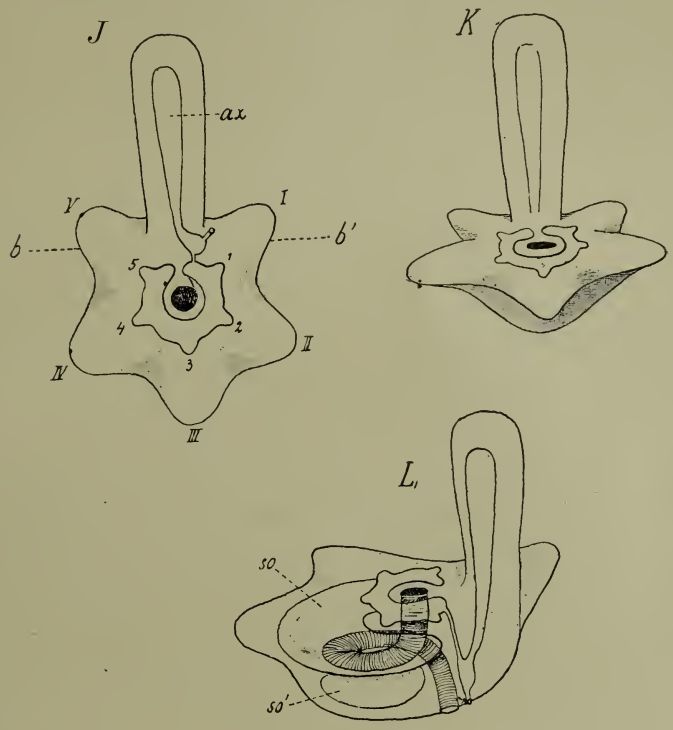
b) Flexion. Die letzten Lageveränderungen bei den *Eleutherozoa* sollen nur für die Asteriden erörtert werden, bei denen sich der Rest der Bipinnaria oder der Larvenrest als ein dem

Anheftungsstiel der *Antedon*-Larve vergleichbares Organ länger erhält. Hierauf beziehen sich die Abbildungen der Fig. 3. Fig. 3 *J* stimmt mit der Fig. 2 *E* vollkommen überein, nur mit dem einzigen Unterschiede, daß ich hier die Anlagen der fünf Radien angegeben und mit den Ziffern 1—5 bezeichnet habe. Man erkennt, daß der Verschluß des Hydrocircus im vorderen Interradius stattfindet, was bei *Antedon* der Fall ist, während bei den *Eleutherozoa* meist abgeänderte Verhältnisse eintreten. In diesem ausgezeichneten Interradius 5—1 liegen ursprünglich (d. h. bei der *Antedon*-Larve) sowohl die Afteröffnung, als der Hydroporus. Die Medianebene des Echinoderms geht durch diesen Interradius und durch den nach hinten gerichteten unpaaren Arm No. III.

Auch hier wird das Echinoderm im Verhältnis zum Stiel um eine transversale Achse (Fig. 3 *J b—b'*) gedreht, aber die Drehung vollzieht sich im entgegengesetzten Sinne als bei den Pelmatozoen. War es dort eine Aufrichtung des Körpers, so handelt es sich hier um eine Flexion, durch welche bewirkt wird, daß der Stiel schließlich neben dem Munde auf der oralen Fläche des jungen Seesterns senkrecht steht (Fig. 3 *K* und *L*), während er bei den Pelmatozoen im Mittelpunkt der aboralen Fläche aufgerichtet wird. Man könnte das Verhältnis auch so ausdrücken: der Stiel inseriert sich ursprünglich im Interradius 5—1. Er pendelt in diesem Interradius und gerät hierdurch bei den Pelmatozoen auf die aborale, bei den Asteriden auf die orale Fläche des jungen Echinoderms. Eine einzige Ausnahme unter allen Asteridenlarven macht, soviel ich weiß, die *Bipinnaria asterigera* (Larve von *Luidia sarsi*), bei welcher der Larvenrest zum Seestern die gleichen Lagebeziehungen besitzt, wie bei *Antedon*. Der Umstand, daß bei einer *Bipinnaria* die Flexionsbewegung durch einen Elevationsvorgang ersetzt ist, möchte wohl darauf hindeuten, daß wir den Erscheinungen der Flexion keine phylogenetische Bedeutung beizumessen haben.

Wenn durch die Torsionsbewegung die Medianebene des Echinoderms mit der Medianebene der Larve zur Deckung gebracht wird, durch die Bewegungsformen der Elevation oder Flexion das Lageverhältnis des jungen Echinoderms zum Anheftungsstiel (d. h. zum Larvenrest) geregelt wird, so tritt eine dritte Bewegungsform, welche ich als Rotation bezeichne, ausschließlich in den Dienst der inneren Ausgestaltung des Echinodermenkörpers. Es handelt sich hier um jene Drehung der Hydrocoelanlage im Verhältnis zu den Armanlagen, bei welcher die vom Mund des Seesterns zum apikalen Pole ziehende Hauptachse als Drehungsachse

dient, und welche von Ludwig für *Asterina* erkannt wurde. Indem die Hydrocoelanlage bei Betrachtung des Seesterns von der Oralseite (Fig. 3 *J*) entgegen dem Sinne des Uhrzeigers bewegt wird, während der Cyclus der fünf Armanlagen (I—V) sich im Sinne des Uhrzeigers dreht, wird die mit 1 bezeichnete Anlage des be-



Figur 3.

Zur Metamorphose der Asteriden.

J sekundär symmetrisches Stadium, vgl. Fig. 2 *E*.

K nach erfolgter Flexion.

L dasselbe in der Ansicht von der linken Körperseite, teilweise im Medianschnitt.

ax Axocoel (Anlage des Axialsinus), *b—b'* Transversalaxe, Drehungsaxe bei erfolgender Flexion des Larvenrestes, *so* ursprünglich linkes Somatocoel, *so'* ursprünglich rechtes Somatocoel, *I—V* die fünf Armanlagen, *1—5* die Anlagen der fünf Radialgefäße des Ambulacralsystems.

treffenden Ambulacralstammes mit der Armanlage V zur Deckung gebracht, die Anlage des Ambulacralgefäßes 2 mit Armanlage I und so fort. Ich habe keine Vorstellung von der eigentlichen Bedeutung und dem Zweck dieser Bewegung und bin auch nicht in der Lage, über ihre Verbreitung bestimmte Angaben zu machen, wenngleich einige Mitteilungen der Autoren darauf hinzuweisen

scheinen, daß die Erscheinungen der Rotation in verschiedenen Klassen der Echinodermen vorkommen.

Zu erwähnen wäre noch, daß die beiden Somatocoelsäcke (*so* und *so'* in Fig. 1 *A*) im Laufe der Metamorphose zu ungleicher Größe heranwachsen. Bei den Crinoiden wird der ursprünglich rechte Somatocoelsack (Fig. 2 *G*, *so'*), welcher auch die Anlage des gekammerten Organs (*K*) liefert, bedeutend größer, als das ursprüngliche linke Somatocoel (*so*), daher hier das horizontale Mesenterium der oralen Fläche des Kelches genähert erscheint. Bei den *Eleutherozoa* dagegen wird der größte Teil der definitiven Leibeshöhle von dem ursprünglich linken Somatocoel (Fig. 3, *L*, *so*) gebildet, während das ursprünglich rechte Somatocoel nur zu einem kleinen Teile daran partizipiert. Infolgedessen rückt das horizontale Mesenterium hier näher an den apikalen Pol. Wenngleich dieses Mesenterium in späteren Stadien, wie es scheint, vielfach einer Rückbildung unterliegt, so sind wir doch stets imstande, seine Lage zu bestimmen. Seine Insertionsstelle ist durch den Verlauf des sog. Aboralsinus, welcher den zirkulären Teil der Genitalrhachis in sich birgt, gekennzeichnet.

Zusammenfassend möchte ich sagen: die Anlagen der oralen Hälfte des Echinodermenkörpers werden an der linken Seite der Larve, die der aboralen Hälfte an der rechten Seite der Larve entwickelt. Das ursprünglich dorsoventrale Mesenterium erhält sich als horizontales Mesenterium des ausgebildeten Zustandes. Die Lageverschiebungen der Organe während der Metamorphose lassen sich auf drei Bewegungsformen zurückführen, welche ich (bei den *Eleutherozoa*) als Torsion, Flexion und Rotation bezeichne. Die Schräglagen des Echinodermenkörpers im Verhältnis zur Larve sind aus einer Kombination von Torsions- und Flexionsbewegung zu erklären.

Nun noch zwei Worte zur Vervollständigung meiner Vorstellungen bezüglich der Phylogenese der Echinodermen. Ich habe dem Schema eines ursprünglichen Pelmatozoons nur zwei Lophophorarme zuerteilt. Wie entwickelte sich die Pentamerie des Echinodermenkörpers? Bather hat durch verschiedene Hinweise auf Befunde der Paläontologie wahrscheinlich gemacht, daß zunächst ein dritter unpaarer Arm (III in Fig. 3, *J*) zur Entwicklung kam, während die Fünfzahl der Arme durch dichotomische Spaltung der beiden paarigen Arme erreicht wurde. Daß die Zahl der Arme durch Spaltung vermehrt wurde, bereitet unserem Vorstellungsvermögen keine besonderen Schwierigkeiten, wenn wir berücksichtigen,

daß eine Neigung zu dichotomischer Verästelung an den Armen zahlreicher Crinoiden beobachtet wird. Schwieriger erschien es mir, die erste Entstehung des unpaaren hinteren Armes zu verstehen, bis mir einfiel, daß diesbezüglich eine entfernte Analogie bei den Brachiopoden zu finden ist. Was wir als die inneren oder Spiralarme der Terebratuliden bezeichnen, kann als ein solcher dritter unpaarer Lophophorarm betracht werden[1]). Wenn es sich hier auch nur um eine entfernte Ähnlichkeit handelt, so rückt dies Vorkommnis die Entwicklung des unpaaren dritten Armes der Echinodermen unserem Verständnis etwas näher. Im wesentlichen handelt es sich nur um fortgesetzte Faltenbildung an einem ursprünglich einheitlichen, den Mund umziehenden Tentakelkranze.

Der fünfeckige zirkumorale Nervenring, den wir bei den Seesternen mit leichter Mühe präparieren, war ursprünglich wohl eine Schlundkommissur. Wir werden auch in der Lage sein, die Stelle anzugeben, an welcher sich diese Schlundkommissur mit dem Gehirn der *Dipleurula* (der Scheitelplatte der Antedonlarve) in Verbindung setzte. Es muß diese Stelle in dem schon oben erwähnten Interradius 5—1 zu suchen sein, denn hier steht das Echinoderm mit dem Kopflappen des Larvenkörpers in Verbindung (Fig. 3 *J*). Die Vorstellung, daß der zirkumorale Nervenring ursprünglich eine Schlundkommissur war, wird durch Beobachtungen über das larvale Nervensystem der Echinodermen gestützt. Wir sehen einen Teil dieses Schlundringes an der *Auricularia*, wo ihn Semon auffand. Er ist an lebenden Auricularien gewöhnlich leicht zu beobachten. Nicht genügend gewürdigt wurde bisher eine Angabe von Seeliger, welcher mitteilt, daß von der Scheitelplatte der *Antedon*-Larve zwei Nervenstränge entspringen, welche ventralwärts zu den Seiten der Vestibulareinstülpung bis zum vierten Wimperreifen nach hinten ziehen. Wir werden in diesem larvalen Nervensystem den Ursprung des oralen Nervensystems der Echinodermen zu suchen haben.

---

[1]) Vgl. bezüglich der Entwicklung der inneren Arme von *Terebratulina septentrionalis* die Abbildung nach Morse in Korschelt-Heider, Lehrbuch d. vgl. Entwickl. d. Wirbell. Th. Spez. Teil, III. Heft, p. 1239 Fig. 721.

Vierte Sitzung.

Mittwoch, den 29. Mai, 3—5 Uhr.

Vorträge.

Herr Dr. F. Baltzer (Würzburg):

Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia.

Die vorliegenden Mitteilungen[1]) beziehen sich auf die Entwicklungsgeschichte der beiden in Neapel vorkommenden Bonellienspezies: *Bonellia viridis* Rol. und *Bonellia fuliginosa* Rol. Bekanntlich besteht bei *Bonellia* ein sehr ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus. Die Männchen sind Zwergmännchen und leben in verschiedener Anzahl im Uterus der Weibchen. Es läßt sich — um das Wesentliche vorwegzunehmen — auf Grund meiner Beobachtungen die Homologie der einzelnen Organe bei ♂ und ♀ weiter als bisher führen.

Meine Untersuchung bezieht sich auf das Vorkommen von Nephridien, auf die Entwicklung des Samenschlauchs und auf besondere Verhältnisse in der Metamorphose des ♂ von *B. fuliginosa*.

In Fig. 1 ist die Organisation eines jungen Weibchens von *Bonellia viridis* dargestellt, wie es sich ohne große Schwierigkeit aus dem Ei züchten läßt. Die Figur ist etwas schematisiert und gibt die Ansicht von der Ventralseite. Für die einzelnen Organe bitte ich die Figurenerklärung nachzusehen. Die Grundlage für die Abbildung lieferten neben den eigenen Beobachtungen die Angaben Spengel's (1879)[2]), die ich fast durchweg bestätigen konnte. Außer den Organen, welche Tiere des gezeichneten Stadiums besitzen, ist auch der Uterus eingetragen. Er gelangt in Wirklichkeit erst in älteren Individuen zur Ausbildung.

In Fig. 2 ist halbschematisch die Organisation eines noch nicht völlig ausgewachsenen Männchens von *Bonellia viridis* gegeben. Auch diese Figur beruht außer auf den eigenen neuen auf Spengel's Angaben.

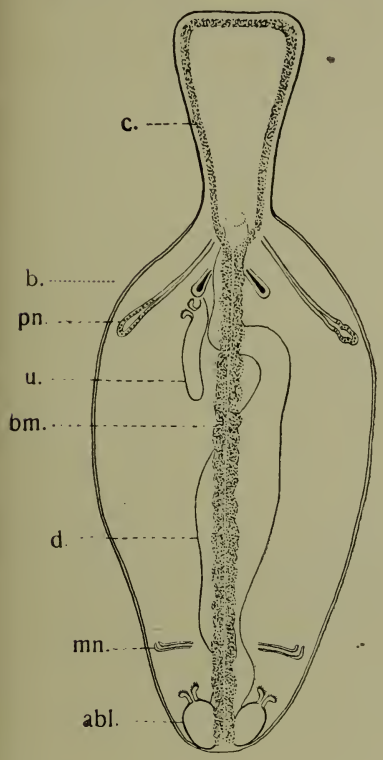
---

[1]) Eine breitere Darstellung wird in einer die Neapler Echiuriden umfassenden Monographie der „Fauna und Flora des Golfes von Neapel" gegeben werden. Mit Rücksicht darauf wurde die vorliegende Darstellung möglichst kurz gehalten und auf weitere vergleichende Erörterungen der Organisation verzichtet.

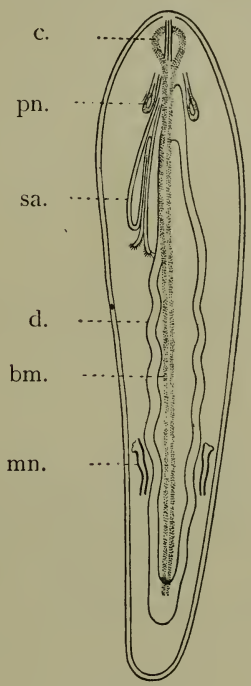
[2]) J. W. Spengel, 1879. Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 1.

1. Die Protonephridien.

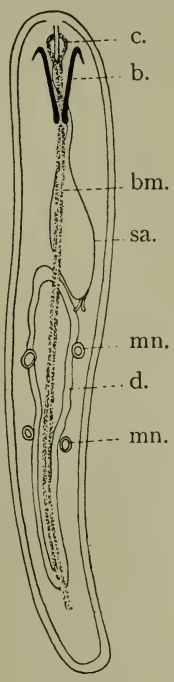
Für das Weibchen (*Bonellia viridis*) hat Spengel ein Paar Protonephridien beschrieben. „Vor den Borsten", schreibt er, „. . . findet sich ein Paar äußerst zarter, sowohl am lebenden wie am konservierten Tier schwer sichtbarer Schläuche. . . . Wir werden sie als Exkretionsorgane in Anspruch nehmen müssen, indessen



Figur 1.



Figur 2.



Figur 3.

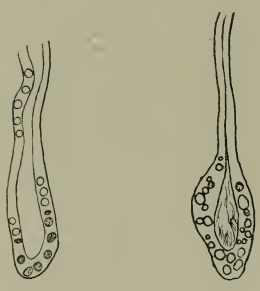
Fig. 1. Organisation eines jungen ♀ von *Bonellia viridis*, etwas schematisiert, Ventralansicht. *abl.* Analblase; *b.* Borste; *bm.* Bauchmark; *c.* Schlundring; *d.* Darm; *mn.* Metanephridien; *pn.* Protonephridien; *u.* Uterus.

Fig. 2. Organisation eines halberwachsenen ♂ von *Bonellia viridis*, etwas schematisiert. Ventralansicht. *sa.* Samenschlauch. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Organisation eines erwachsenen ♂ von *Bonellia fuliginosa*, etwas schematisiert. Ventralansicht. Bezeichnungen wie bei Fig. 1 u. 2.

nicht als die bleibenden, welche bei den Echiuriden hinter den Borsten liegen, sondern als provisorische, als primitive Segmentalorgane" (1879, p. 392). Wimperung, die Spengel nicht beobachtete, habe ich in vielen Fällen im Innern dieser Schläuche feststellen können.

Solche Protonephridien finden sich nach meinen Beobachtungen auch beim Männchen, wo sie Spengel nicht nachgewiesen hat. Sie sind in Fig. 2 am Vorderende eingezeichnet. Es sind wie beim Weibchen zwei im Innern flimmernde Säckchen. Wo ihre Mündungen nach außen liegen, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Ungefähr dürfte Fig. 2 das Richtige treffen. Die Frage, wie sie zu den Borsten liegen, läßt sich, da dem Männchen von *Bonellia viridis* die Borsten fehlen, nicht prüfen. Das Männchen von *Bonellia fuliginosa*, welches Borsten entwickelt, konnte der besonderen Verhältnisse wegen, die im letzten Teil dieses Aufsatzes beschrieben sind, auf Protonephridien nicht untersucht werden. In Fig. 4a und 4b sind Protonephridien des Männchens von *Bonellia viridis* stark vergrößert abgebildet. Der Fig. 4a liegt ein mit Meves'schen Osmiumgemisch fixiertes Präparat zugrunde, der Fig. 4b eine Zeichnung nach dem lebenden Tier. Eine Öffnung in das Cölom ist allem Anschein nach nicht vorhanden. Die Säckchen sind — doch kann das noch nicht für unbedingt sicher gelten — blind geschlossen. Stets ist der Nachweis dieser Organe sehr schwierig, weil sie im mesodermalen Parenchym eingebettet liegen, unter einer großen Zahl ähnlich aussehender Drüsen. Nach dem Bau und der Lage im vorderen Ende ist indessen kein Zweifel, daß mit den beschriebenen Säckchen die Protonephridien beim Männchen von *Bonellia viridis* gefunden sind.



a b

Figur 4.

Protonephridium des ♂ von *Bonellia viridis*.
a nach einem fixierten Präparat gez. Vergr. $^1/_{565}$.
b nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

2. Die Metanephridien.

Als Metanephridien werden die beim Männchen von *Bonellia viridis* von Selenka (1878, p. 121)[1]) gefundenen, wimpernden Schläuche „vorn im hintern Körperdrittel" aufgefaßt. Ich kann, wie es auch schon Spengel getan hat, diese Angabe bestätigen. Außerdem habe ich auch das Männchen von *Bonellia fuliginosa* untersucht. Es finden sich bei dieser Spezies im ♂ zwei Paar solcher Organe. Sie sind halbschematisch in Fig. 3 eingezeichnet, wie sie sich am lebenden Tier dem Beobachter im optischen Querschnitt darbieten: in der Form flimmernder Ringe. Eine Seitenansicht erhält man nur

[1]) Selenka, E., Das Männchen der *Bonellia*. Zoolog. Anzeiger, Bd. 1.

selten. Die Mündungen nach außen liegen auf der Bauchseite des Tieres. Der innere Teil der Schläuche flottiert, entsprechend der Darstellung Selenka's, frei im Cölom. Die inneren Öffnungen habe ich noch nicht völlig sicherstellen können. Auch müssen die Beobachtungen, vorerst nur am lebenden Tier angestellt, am fixierten Material ergänzt werden. Trotz dieser Lückenhaftigkeit der Untersuchung scheint es mir auf Grund der Lage der Schläuche kaum einem Zweifel zu unterliegen, daß sie den nur in einem Paar vertretenen Metanephridien des *viridis*-Männchen entsprechen. Wir haben somit beim *fuliginosa*-Männchen zwei Paare von Metanephridien und können das doppelte Vorkommen wohl als letzten Rest eines früheren segmentalen Auftretens betrachten.

Beim Weibchen wurde bisher der Uterus als Metanephridium gedeutet. Nach meinen Beobachtungen hat sich außerdem auch beim

Figur 5

Metanephridium eines jungen ♀ von *Bonellia viridis*. Nach einem in Sublimatessigsäure fixierten Total-Präparat gez. Vergr. $^1/_{754}$. *c. ep.* Zellen des Coelomepithels. Die Öffnung in das Coelom liegt links.

Figur 6.

Metanephridium eines jungen ♀ wie in Fig. 5. Querschnitt. Vergr. $^1/_{1110}$. *ep.* Epidermis; *m.* Muskelschicht; *mn.* Metanephridium.

Weibchen während einer kurzen Entwicklungsperiode in der hinteren Region des Körpers ein Paar sehr deutlicher wimpernder Schläuche mit Öffnung ins Cölom und Mündung auf der Bauchseite des Tieres vorgefunden. Ihre Lage ist aus Fig. 1 zu entnehmen. Ihre Entwicklung setzt nach der Bildung der Protonephridien ein. Doch findet man nicht selten beide Organe gleichzeitig. In Fig. 5 ist ein solches Metanephridium im optischen Längsschnitt abgebildet. Die Wandung besteht aus einem Epithel und dem Peritonealüberzug. Am unteren Ende — dem ins Cölom hineinragenden — befindet sich eine besonders große Zelle, welche anscheinend allein mit Cilien besetzt ist. Die Ausführungsgänge ziehen wie bei den Metanephridien des ♂ eine

Strecke unter dem Cölomepithel hin. Einen Querschnitt durch diesen Teil gibt Fig. 6. Es ist nach Stellung, Bau und auch nach der Entwicklung kein Zweifel, daß wir in diesen Schläuchen Organe zu sehen haben, die den Metanephridien des Männchens homolog sind.

Zusammenfassend können wir sagen: Bei *Bonellia viridis* kommen im Männchen und Weibchen je ein Paar Protonephridien und ein Paar typischer Metanephridien vor. Beim Männchen von *Bonellia fuliginosa* finden sich zwei Paar Metanephridien. Beim Weibchen von *fuliginosa* dagegen konnte ich solche Metanephridien nicht auffinden.

Figur 7.

Erste Anlage (*u*) des Uterus bei *Bonellia fuliginosa*. Vergr. $^1/_{60}$. Bezeichnungen wie bei Fig. 6.

An diese Beobachtungen schließt sich die Frage, wie jetzt der Uterus aufzufassen ist. Er bildet sich erst bei Eintritt der Geschlechtsreife aus, und zwar aus dem Cölomepithel. Ein junges Stadium, aus drei Schnitten kombiniert, ist in Fig. 7 abgebildet. Ein Ausführungsgang hat sich noch nicht entwickelt. Es besteht erst eine Tasche im Cölomepithel und ein in die Muskulatur hineinreichender Spaltraum. In früheren Stadien läßt sich an der entsprechenden Stelle höchstens eine minimale Anhäufung von Zellen des Cölomepithels nachweisen, deren Interpretation naturgemäß unsicher ist. Die oben beschriebenen typischen Metanephridien sind wahrscheinlich auch mesodermalen Ursprungs. Es stünde damit der Deutung des Uterus als Metanephridium nichts im Wege. Andrerseits wäre auch möglich, daß es sich um einen Genitaltrichter handelt, wie sie bei Anneliden verbreitet sind[1]).

3. Der Samenschlauch.

Er entsteht als ektodermale Einstülpung, als ein Säckchen, am vorderen Ende der männlichen Larve. Diese Einstülpung vergrößert sich; sie zieht sich dabei durch den Schlundring hindurch. Die Anlage des Samenschlauchs geschieht also wie die Anlage des Ösophagus beim Weibchen. Dieser Befund deckt sich mit einer

[1]) Auf die Entstehung der Analblasen, der ich mein Augenmerk auch zugewendet habe, gehe ich hier nicht ein; ebensowenig auf ihre Deutung und ihr Verhältnis zu den Metanephridien.

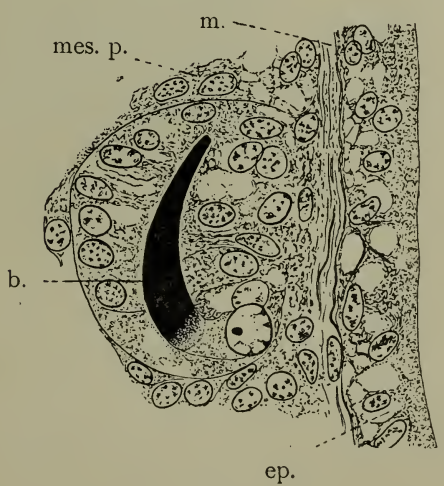
Beobachtung Spengel's (l. c. p. 408 und Taf. XII Fig. 11), an einem allerdings vereinzelten Entwicklungsstadium. Er sah nahe dem Vorderende, „mit der Epidermis in Zusammenhang und wie eine Einstülpung dieser erscheinend, einen Schlauch sich erheben und seitlich neben dem Darm emporsteigen". Der Autor „zweifelt nicht daran, daß dies ein frühes Stadium des Samenschlauches ist" (l. c. ibid.). Diese Auffassung wird durch meine Beobachtungen von jüngeren und älteren Stadien gesichert.

An der Seite dieses Sackes entsteht der Trichter. Ich vermute, er wird nur vom Mesoderm gebildet, welches auch den Peritonealüberzug des Samenschlauches liefert. Mit der Trichterbildung bekommt das Organ den Bau, wie er in Fig. 2 dargestellt ist und wie ihn auch Spengel (vgl. p. 407), jedoch nur mutmaßlich, angenommen hat.

Nach der ganzen Entwicklung darf der Samenschlauch dem Uterus natürlich nicht homolog gesetzt werden, obgleich beide Organe im fertigen Zustand von ähnlicher Organisation sind. Möglich wäre dagegen, und mir, soweit die Untersuchung bis jetzt gediehen ist, nicht unwahrscheinlich, daß es sich um ein Homologon des Ösophagus handelt.

4. Die Entwicklung des Männchens von *Bonellia fuliginosa*.

Das Männchen dieser Spezies ist durch zwei große Haken im vordern Teil des Körpers charakterisiert. Es hat sich gezeigt, daß dieselben in gleicher Weise entstehen wie die Borsten des Weibchens, mit basaler Borstenbildungszelle. In Figur 8 ist ein junges Stadium der Borstenbildung wiedergegeben. Über die Entstehung des Borstensackes läßt sich vorderhand nur sagen, daß er weder beim ♂ noch beim ♀ durch Einstülpung des Ektoderms gebildet wird. Die Stellung der Haken des Männchens entspricht, besonders in frühen Stadien, durchaus der Stellung der Borsten beim Weibchen. Sie liegen hinter dem Schlundring in der ventralen Körper-



Figur 8.

Entwicklung der Borste (*b*) des ♂ von *Bonellia fuliginosa*, in Zenkerschem Gemisch fixiert. Vergr. $^1/_{1480}$. *mes. p.* mesodermales Parenchym. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 6.

wand, zu beiden Seiten des Bauchmarks. Allen Beobachtungen zufolge sind somit, was von vornherein wahrscheinlich war, die Borsten des ♀ und die Haken des ♂ homolog.

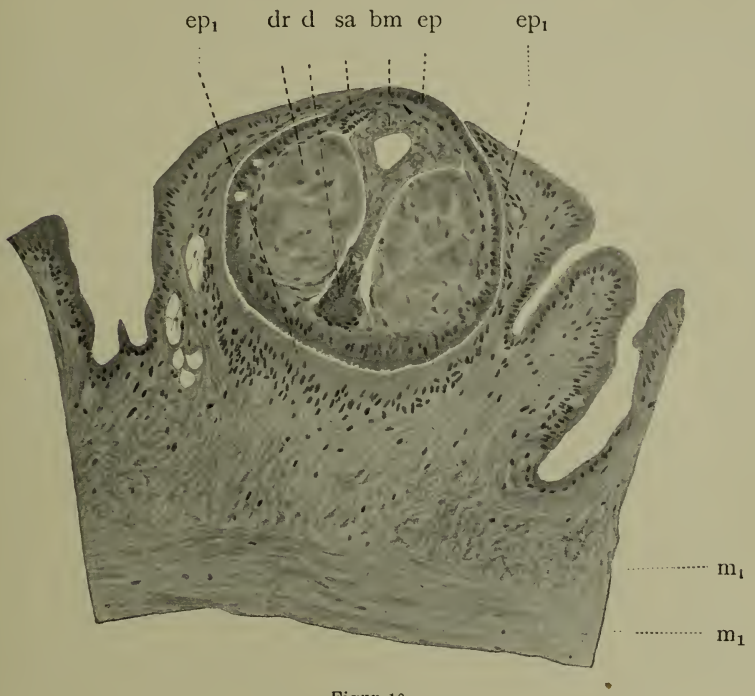
Nach Spengel gehen aus den Eiern von *Bonellia viridis* Larven mit zwei Wimperkränzen, grünem Pigment und zwei Augen hervor. Sie setzen sich nach einer Periode des freien Schwimmens am Rüssel alter Weibchen fest. Bei genauerer Untersuchung findet man, was hier nebenbei bemerkt sei, daß sie hauptsächlich mit dem vordern Ende festhängen. Wir finden im vordern Teil des Tieres Drüsen in großer Zahl, deren Mündungsgänge durch den Schlundring ziehen und an der ventralen Seite des vordersten Körperbezirks ausmünden. Eine Anzahl dieser Drüsen — sie bestehen allem Anschein nach nur aus einer Zelle — ist in Fig. 9 etwas schematisiert abgebildet. Der Abbildung liegt eine Zeichnung nach dem lebenden Objekt zugrunde. Das Bauchmark ist nach fixierten Präparaten eingetragen. Wir können diese Gebilde wohl als Haftdrüsen betrachten.

Figur 9.
Haftdrüsen (*dr*) des ♂ von *Bonellia viridis*. Vergr.

Die schwärmenden Larven der *Bonellia fuliginosa* wurden von Spengel (l. c.) und Rietsch (Rec. zool. Suisse, Bd. III, 1886) kurz beschrieben. Sie setzen sich nach meinen Beobachtungen nicht, wie die Larven der *Bonellia viridis*, am Rüssel, sondern immer an der Wandung des Körpers fest, und zwar vermittelst ihres Bauchsaugnapfes. Die festsitzenden Larven werden in charakteristischer Weise von Falten des Hautmuskelschlauches umschlossen. Die Epidermis und das unter ihr liegende, von Drüsen durchsetzte Gewebe der Körperwand des ♀ bildet zu beiden Seiten der Larve Wülste, welche über deren Rücken hinaufreichen und sich in vielen Fällen über diesem treffen. Es wird eine Art Mantel um die Larve gebildet. Eine Verschmelzung der von beiden Seiten kommenden Lappen aber findet nicht statt. In welchem Maß bei diesem Vorgang einerseits aktives Einkeilen des Männchens in die zahlreich vorhandenen Rinnen der Körperoberfläche, anderseits aber Umwachsen des Männchens durch die Gewebe des Weibchens beteiligt ist, konnte ich bisher nicht feststellen. In Fig. 10 ist ein Querschnitt durch eine festsitzende Larve und das sie umgebende Gewebe abgebildet. Die Umhüllung ist nicht voll-

ständig. Unter den Organen des Männchens sind zwei große Drüsenkomplexe (dr) hervorzuheben, die zu beiden Seiten des Darmes und Bauchmarks liegen und die vordere Hälfte des Tieres einnehmen.

In der beschriebenen Umhüllung geht die Entwicklung der Larve zum Männchen vor sich. Sie dürfte etwa einen Monat in Anspruch nehmen. Zur Ernährung dient das im Darme des Tieres



Figur 10.

Querschnitt durch eine an einem alten ♀ festsitzende männliche Larve von *Bonellia fuliginosa*.

♂: *bm* Bauchmark, *d* Darm, *dr* Drüsen, *ep* Epidermis, *sa* Samenschlauch.
♀: ep_1 Epidermis, m_1 Muskelschicht.

enthaltene Dottermaterial. Ernährung durch das Wirtstier findet nicht statt. Dann kriechen, was allerdings nicht beobachtet wurde, aber aus den Verhältnissen geschlossen werden kann, die Männchen aus der Hülle heraus und in den Ösophagus oder Uterus des Wirtstieres hinein.

Diskussion:

Herr Prof. Spengel (Gießen) weist darauf hin, daß die Untersuchungen des Redners insofern keine befriedigende Lösung gewisser

schwebender Fragen bringen, als sie über die Homologie der Analblasen mit Metanephridien keinen sicheren Schluß gestatten: es muß auch nach ihnen mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Analblasen Metanephridien entsprechen, nämlich dem zweiten, hinteren Paare der nach Baltzer's überraschender Entdeckung den Männchen der *Bonellia fuliginosa* zukommenden zwei Paare.

Der Redner hat keine Angaben über die Eibildung gemacht, wie ich erwartet hätte. Trotzdem möchte ich eine darauf bezügliche Bemerkung machen, weil ich die Gelegenheit nicht unbenutzt zu lassen wünsche, einen in dieser Beziehung von mir früher gemachten Irrtum zu berichtigen. 1879 habe ich im Innern der Nährzellenkappe, die den im Cölom von *Bonellia* flottierenden Eizellen aufsitzt, eine Zentralzelle beschrieben, die in der Festschrift für R. Hertwig durch Kuschakewitsch der sogenannten Verson'schen Zelle des Insectenovariums verglichen worden ist, was den Genannten veranlaßt hat, den Namen Verson'sche Zelle durch Spengel'sche Zelle zu ersetzen. Diese Zentralzelle existiert nun als solche nicht, sondern wird nur durch einen Fortsatz der Eizelle selbst dargestellt. Der nach meinen früheren Angaben darin enthaltene Kern ist kein solcher, sondern nur ein oft dort vorkommendes, bisweilen in einem vacuolenartigen Hofe gelegenes Häufchen von „Chromidien"-ähnlichen Körnchen. Der von Kuschakewitsch empfohlene Name wird daher wieder eingezogen werden müssen.

Nachträgliche Bemerkung:

Was die Frage betrifft, ob der „Uterus" von *Bonellia* einem der „Segmentalorgane" der übrigen Echiurideen entspricht, so ist in Betracht zu ziehen, daß auch bei dem aus der Larve gezogenen jungen *Echiurus* des Mittelmeeres, dessen vor den Bauchborsten ausmündende Protonephridien geschwunden sind, die Segmentalorgane noch fehlen, deren Entwicklung also noch nicht hat beobachtet werden können. Diese kann in derselben Weise vom Peritonealepithel aus vor sich gehen, wie es Baltzer für den „Uterus" von *Bonellia* ausgeführt hat; ja es ist kaum wahrscheinlich, daß es anders geschehen sollte. Allerdings ist dabei zu erwägen, daß es überhaupt unsicher ist, ob die Segmentalorgane der Echiurideen Nephridien und nicht vielmehr sämtlich nur Gonoducte sind; denn eine excretorische Funktion ist für sie nicht nachgewiesen, während sie in allen Fällen als Leiter der reifen Genitalprodukte erkannt sind. Wenn Shipley sie, wie die Segmentalorgane der Sipuncutiden, „braune Körper" nennt, so ist das insofern ganz unbe-

rechtigt, als die in letzteren stets vorhandenen braunen Excret(?)-körner in denen der Echiurideen niemals auftreten, so daß letztere immer farblos sind.

Herr Prof. J. W. Spengel (Gießen):

Einige Organisationsverhältnisse von Sipunculusarten und ihre Bedeutung für die Systematik dieser Tiere.

Seit Jahren ist es meine Absicht gewesen, eine Revision der Sipunculiden vorzunehmen, und zu diesem Zwecke habe ich mir eine sehr umfangreiche Sammlung dieser Tiere beschafft, die mir teils von verschiedenen Museen (hauptsächlich München, Amsterdam, Berlin, Hamburg, Cambridge), teils von Spezialforschern und Sammlern zur Verfügung gestellt worden ist, wofür ich schon bei dieser Gelegenheit meinen ergebensten Dank aussprechen will.

Ich beschloß, mit der Gattung *Sipunculus* zu beginnen, die einerseits schon in der bekannten Monographie von Selenka in zwei bzw. drei Gruppen zerlegt worden war, und von der andrerseits Gerould auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen die Vermutung ausgesprochen hatte, sie werde sich als eine nicht natürliche erweisen. Allerdings stützte dieser sich im wesentlichen auf das von *Sipunculus nudus* sehr abweichende, dagegen mit Phascolosomen viele Übereinstimmungen darbietende ontogenetische Verhalten der von Keferstein als *Phascolosoma gouldi* beschriebenen, jedoch von Selenka zu *Sipunculus* gestellten amerikanischen Art *S. gouldi*. Für Selenka war es maßgebend gewesen, daß in der Gattung *Phascolosoma* die Längsmuskelschicht stets eine ununterbrochene sei, bei *Sipunculus* dagegen in eine Anzahl von Bündeln gesondert. Es hat sich nun auch durch meine Untersuchungen herausgestellt, daß *S. gouldi* trotz seiner Längsmuskelbündel in jeder andern Hinsicht so sehr mit *Phascolosoma* übereinstimmt und von *Sipunculus nudus* verschieden ist, daß ihm, wenigstens einstweilen, der Keferstein'sche Gattungsname wiedergegeben werden muß. Schon das gab Veranlassung, zu erwägen, ob der Sonderung der Längsmuskelschicht bei den *Sipunculus*-Arten — die unter den Sipunculideen sonst nur bei der durch andere Merkmale genügend charakterisierten Gattung *Physcosoma* und bei einzelnen *Aspidosiphon*-Arten vorkommt — die von Selenka angenommene systematische Bedeutung zuzuschreiben sei, und es war klar, nachdem alle späteren Forscher, die sich mit Sipunculideen-

systematik beschäftigt haben (Sluiter, Shipley, Fischer usw.), sich in der Auffassung der Gattung *Sipunculus* durchaus an Selenka angeschlossen haben, daß dies nur zu entscheiden sein werde durch eine erneute anatomische Untersuchung, die sich nicht auf die von jenen allein berücksichtigten Merkmale zu beschränken hätte.

Diese wurden wesentlich geliefert:

1. durch den Besitz oder Mangel von Hakenkränzen am vorderen Abschnitt des Rüssels, die sich nach Selenka nur bei *S. australis* Kef., dem einzigen Vertreter der ersten Gruppe Selenka's finden, bei allen übrigen Arten fehlen sollten (was sich, nebenbei bemerkt, nicht als zutreffend erwiesen hat);
2. durch das Längenverhältnis von Rüssel und Rumpf;
3. durch die relative Lage der stets vier Rüsselretractoren, bzw. ihren Ursprung von gewissen Bündeln der Längsmuskulatur, sowie die der Mündungen des einen Nephridienpaares und des Afters;
4. durch das Verhalten des Spindelmuskels des Darmes und der sogenannten Befestiger dieses letzteren;
5. durch die Beschaffenheit und Anordnung der Hautkörper;
6. durch die Gestalt und Zahl der Tentakel;
7. durch die Ausstattung des Rectums mit einem Divertikel, außer dem bei einer einzelnen Art (*S. vastus*) zahlreiche Blindsäcke angetroffen wurden;
8. durch die Zahl der Längsmuskelbündel.

Mit Hilfe der in diesen Punkten gegebenen Merkmale glaubte man alle *Sipunculus*-Arten bestimmen zu können und hat sie tatsächlich ausschließlich nach ihnen beschrieben.

Wollte man weiterkommen, so ergab sich als das zuerst ins Auge zu fassende Ausgangs- oder Vergleichsobjekt der durch mehrfache eingehende Untersuchungen (Andreae, Vogt u. Yung, Ward, Metalnikoff), die alle Organe berücksichtigt hatten, genau bekannte *Sipunculus nudus*, mit dem ich selbst durch eigene vor Jahren in Neapel angestellte Untersuchungen einigermaßen vertraut war.

Begonnen wurde mit der Haut, die aus Cuticula, Epidermis mit Drüsen und Sinnesorganen, Corium oder Cutis und Muskulatur besteht, von denen die letztere aus Ring-, Längs- und Schräg- oder Diagonalbündeln aufgebaut ist, von außen nach innen in der genannten Reihenfolge. Heute soll von der Epidermis nebst ihren Differenzierungen und dem Corium nicht weiter die Rede sein,

vielmehr von ihnen wie auch von der Muskulatur nur nebenbei, insofern ihre Lagebeziehungen zu anderen Teilen in Frage kommen. Es interessiert uns vor allem ein eigentümliches Kanalsystem in der Haut, dessen wesentliches Verhalten zum ersten Male durch Andreae für *S. nudus* klargestellt worden ist, die sogenannten Integumentalkanäle. Es besteht ausschließlich aus Längskanälen, und zwar genau ebensovielen, wie Längsmuskelbündel vorhanden sind, indem ein jeder nicht über einem solchen, sondern über dem Zwischenraum zwischen je zweien der Länge nach durch den ganzen Rumpf bis in den eichelartig gestalteten Endabschnitt hinzieht, im Bereiche des Rüssels aber ganz fehlt. Jeder dieser Kanäle steht, und zwar regelmäßig, an der Kreuzungsstelle von zwei Ring- und zwei Längsmuskelbündeln durch ein Loch — wir wollen es Stoma nennen — mit dem Cölom in Verbindung und nimmt durch dieses alle Bestandteile der Cölomflüssigkeit (Cölomocyten, Urnen, Genitalprodukte) in sich auf. Jeder Kanal liegt im Corium und wird beiderseits flankiert von zahlreichen, dicht gedrängten Hautkörpern, deren Anordnung sich daraus ergibt.

Auf dieses Hautkanalsystem wurde nun zunächst die Aufmerksamkeit gerichtet, und alsbald ergab sich, daß es zwar bei gewissen *Sipunculus*-Arten, *S. tesselatus*, *robustus* usw., genau ebenso ausgebildet ist, bei anderen jedoch zwar nicht unvertreten ist, sich aber erheblich abweichend verhält; es sind überall in wesentlich der gleichen Anordnung und Beziehung zu den beiderlei Muskelbündeln die Stomata vorhanden, diese aber führen nicht in fortlaufende Längskanäle hinein, sondern ein jedes nur in ein System von Blindsäcken, die sich in das Corium erstrecken und deshalb Corialcöca genannt sein mögen. In diesem Punkte unterscheidet sich eine Anzahl von Arten, die großenteils Selenka's zweiter Gruppe angehören, von *S. nudus* und den meisten der Arten, die zusammen mit diesem die dritte Gruppe bilden.

Dies sind unter den in Selenka's Monographie behandelten Arten:

S. australis Kef.
S. cumanensis Kef.
S. vastus Sel et Bül
S. boholenis Semp.
S. edulis Sluiter (nec Pallas).

außerdem

S. arcassonensis Cuenot
S. amamiensis Ikeda
S. bonhourei Herubel
S. rotumanus Shipley
S. funafuti Shipley.

Alle diese vereinige ich, zunächst auf Grund ihrer Hautkanalsysteme, die nach einem gemeinsamen Typus gebaut sind, indem

ich sie von der durch *S. nudus* vertretenen Gattung *Sipunculus* abtrenne, zu einer neuen Gattung *Siphonosoma.*

Die erwähnte Erkenntnis war zunächst das Ergebnis der Untersuchung von Schnittpräparaten, die alle mit Sicherheit die Existenz solcher Corialcöca nachweisen ließen, aber in bezug auf Einzelheiten in der Ausbildung und Gestalt dieser nicht befriedigen konnten. Es mußte deshalb versucht werden, sie auf eine andere Weise zur Darstellung zu bringen. Da es sich um Blindsäcke und obendrein recht kleine und enge handelt, so schien zunächst der Gedanke, es könnte gelingen, sie durch Injektion zu füllen und dadurch sichtbar zu machen, kaum irgendwelche Aussicht zu bieten. Indessen fand sich kein anderer Ausweg, und so beschloß ich, wenigstens einen Versuch zu machen, und zwar an einem der in zahlreichen, bestens erhaltenen Exemplaren vorliegenden Art *S. cumanense.* Es wurde eine Lösung von Berliner Blau in den vorn abgebundenen Hinterkörper eingespritzt, bis dieser prall davon angefüllt war, und nach ein paar Minuten ein Hautstück herausgeschnitten. Wider Erwarten ergab sich, daß die Cöca größtenteils gefüllt und dadurch in überraschender Klarheit sichtbar geworden waren. Nachträglich wurde das Hautstück in Pikrokarmin rot gefärbt, was einen geradezu prächtigen Effekt gab, indem sich die mit blauer Flüssigkeit gefüllten Cöca von der roten Muskulatur abhoben, auch nachdem das Präparat bis in Canadabalsam übergeführt war.

Aber die Überlegung machte es doch höchst unwahrscheinlich, daß hier wirklich eine Injektion zustande gekommen sein sollte. Vielmehr erschien es annehmbarer, daß die eingetretene Füllung der Cöca die Folge von Diffusionsströmungen sein werde, die zwischen der in Alkohol konservierten Haut und der wässerigen Farbstofflösung eingetreten war. Wenn das der Fall war, so mußte durch bloßes Einlegen eines Hautstückes in die letztere die gleiche Wirkung erzielt werden. Diese Annahme bestätigte sich vollkommen.

Damit schien also ein höchst einfaches Verfahren gefunden zu sein, die Cöca darzustellen, und so wurden jetzt gleiche Präparate von anderen Arten gemacht. Bei einigen trat der Erfolg ohne Schwierigkeit und schnell ein, bei anderen aber langsam, manchmal erst nachdem die Präparate mehrmals aus dem Berliner Blau herausgenommen und entweder in Pikrokarmin oder in Alkohol gebracht waren, worauf endlich, bisweilen erst am nächsten Tage nach beständig wiederholtem Wechsel, das gewünschte Resultat, und auch das nicht immer in befriedigender Weise, nur in beschränkter Aus-

dehnung oder ungenügende Füllung, erreicht wurde. Bei manchen Hauptproben blieb es trotz aller Bemühungen auch dann ganz aus oder war so unvollständig, daß nichts damit anzufangen war, z. B. nur die Stomata sich mit Farbe angefüllt zeigten, von den Cöca aber auch keine Spur zu sehen war.

Da brachte uns eine gelegentliche Beobachtung an dem in Herstellung befindlichen Präparat auf einen anderen Ausweg und damit zur richtigen Auffassung des Vorganges, der sich abgespielt hatte. Als wir das Präparat unter dem Mikroskop betrachteten, um den Erfolg zu kontrollieren, sahen wir bei zufälliger Berührung des Deckglases die Körnchen durch die Stomata ab- und zuströmen. Das legte uns den Gedanken nahe, es müßte zu dem gewünschten Ziele führen, wenn man die Cöca zuerst durch einen Druck entleerte und darauf in die Farblösung brächte. Und das half tatsächlich, nur daß wir dabei die Erfahrung machten, daß der Druck in vielen Fällen nicht zu schwach sein durfte. Daraufhin haben wir solche Präparate in der Weise hergestellt, daß wir die Hautstücke zwischen zwei Gasplatten preßten, und wenn die Füllung auch dann noch hartnäckig ausblieb, unter Aufwendung von aller Kraft quetschten, daß man hätte glauben sollen, man müsse die Haut dabei zerdrücken. Das aber trat nicht ein, sondern wir erhielten in fast allen Fällen, oft erst nach vielen wiederholten Pressungen, die ein paar Tage lang immer aufs neue vorgenommen wurden, endlich einen vollen oder, in wenigen Fällen, einen teilweisen Erfolg, fast immer wenigstens genug, um das feststellen zu können, worauf es uns ankam.

Auf diese Weise haben mein Privatassistent Herr Dr. Maser und ich von allen uns vorliegenden Arten Hautproben angefertigt und daran ausnahmslos im Anschluß an jedes Stoma ein System von Cöca gefunden, wobei sich herausgestellt hat, daß diese zwar überall nach einem gemeinsamen Typus angeordnet, aber bei jeder Art verschieden und charakteristisch ausgebildet sind. Daher liefern sie ein ausgezeichnetes Mittel, die Species zu identifizieren, das obendrein den Vorteil bietet, sehr viel schneller zum Ziele zu führen als jede andere Untersuchungsart. Ja es haben sich dabei in nicht wenigen Fällen Unterschiede ergeben, die eine Trennung von Arten ermöglichen, wo alle anderen Bestimmungsmerkmale versagen.

Ich muß mich für heute damit begnügen, Ihnen ein paar besonders charakteristische Formen vorzuführen. Dabei schicke ich voraus, daß die Stomata nicht immer nur in das Corium hineinführen, sondern daß von ihnen auch Blindsäcke in die Muskulatur

abgehen können, zwischen Längs- und Ringmuskulatur. Ich werde diese Intermuskularsäckchen nennen. Im Gegensatz zu *Sipunculus*, wo die Integumentalräume — in dieser Form können wir den Namen auch für die gesamten Systeme bei der Gattung *Siphonosoma* beibehalten — ausgedehnte Längskanäle bilden, entfalten sie sich bei der neuen Gattung in transversaler Richtung, ebenso die Intermuskularsäckchen, und ferner immer nach vorn und hinten, so daß jedes System aus zwei symmetrischen Hälften besteht, von deren jeder wieder Blindsäcke in longitudinaler Richtung ausgehen. So finden wir z. B. bei *S. funafuti* lauter quere Corialcöca ohne erhebliche und namentlich irgendwie regelmäßige longitudinale Aussackungen. Bei einer gewissen Form von *S. cumanense* verbreitert sich jedes quere Corialcöcum gegen sein Ende hin nach vorn und hinten. Bei *S. australe* sind die sehr breit ausgezogenen Corialcöca vorn und hinten mit jederseits 4—6 longitudinalen Blindsäckchen besetzt, die einander sehr regelmäßig gegenüberstehen, da sie immer paarweise gemeinsam aus jenen entspringen. Bei *S. amamiense* sind ähnliche Systeme vorhanden, aber von ihnen gehen die longitudinalen Blindsäckchen in regelloser Weise und nicht zu zweien einander gegenüber ab, und häufig kommunizieren solche des einen Systemes mit denen benachbarter. Bei gewissen Arten nehmen die Blindsäckchen eine kompliziertere, verästelte Form an, und zwar meistens dadurch, daß sie sich an die Hautkörper dicht anlegen und diese mit ihren Ästen zwischen sich nehmen oder gar allseitig umfassen. Aber nicht immer ist ihre Ausbildung davon abhängig; im Gegenteil lassen sie bei wieder anderen Arten gar keine Beziehungen zu den Hautkörpern erkennen. Dies gilt auch von derjenigen Art, wo sie bei weitem die reichste Entfaltung erlangen, von *S. boholense*. Deren Rumpf ist von einer ungemein dicken Haut bekleidet, die sehr regelmäßige geschlängelt verlaufende Längswülste bildet. Auf der Bauchseite sind einige von besonderer Beschaffenheit, verbreitert und mehr oder weniger miteinander verschmolzen und abgeflacht. Hier sind die ihrerseits nur sehr engen Cöca mit ungemein zahlreichen Blindsäckchen besetzt, die in ihrer Anordnung an Farnwedel erinnern. In den übrigen Wülsten bilden sie durch vielfache Anastomosenbildung Querkanäle, die wieder mit Mengen von einfacheren, aber auch meist verästelten Blindsäckchen beiderseits besetzt sind.

Die wenigen Beispiele werden genügen, Ihnen eine Vorstellung davon zu geben, wie diese Integumentalräume für die Zwecke der Systematik nutzbar gemacht werden können. Nur andeutungs-

weise will ich bemerken, daß sie bei jeder Art in den verschiedenen Körperregionen mehr oder weniger charakteristische Verschiedenheiten aufweisen. Im Gegensatz zu *Sipunculus*, wo sie in dem kurz als Eichel bezeichneten hintersten Rumpfabschnitt unter allmählicher Verkleinerung endigen, und ebenso im Rüssel, der durch den gänzlichen Mangel von Integumentalkanälen bei jener Gattung ausgezeichnet ist, sind sie hier bei den Arten der neuen Gattung gut und oft sehr charakteristisch ausgebildet, meistens aber in regelloserer Weise als im Mittelkörper.

Bei Untersuchung dieser Dinge hat sich Gelegenheit gegeben, eine interessante Beobachtung zu machen, nämlich die, daß bei einigen Arten von bedeutender Körperlänge wie *S. cumanense* bisweilen eine Regeneration des hinteren Rumpfabschnittes eintreten kann. In dem Regenerat sind die Integumentalsysteme viel kleiner und setzen sich gegen die ursprünglichen in einer scharfen Linie sehr deutlich ab.

Verschiedenheiten der Körperregionen treten uns auch bei dem einzigen mir bekannt gewordenen Vertreter einer neuen Gattung *Dolichosiphon* entgegen, die sich von *Siphonosoma* wie von *Sipunculus* durch paarweise Vereinigung aller Ringmuskelbündel auffallend unterscheidet. Hier fehlen sie wie bei *Sipunculus* im Rüssel ganz, während sie im hinteren, mittleren und vorderen Rumpfabschnitt höchst charakteristische Unterschiede aufweisen.

Bei der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Integumentalräume, auf die ich übrigens keine befriedigende Antwort geben kann, will ich heute nicht verweilen, vielmehr jetzt dazu übergehen, von einigen anderen Merkmalen zu sprechen, die zum Unterschiede von *Sipunculus* allen *Siphonosoma*-Arten gemeinsam sind und dadurch die in systematischer Hinsicht gezogenen Schlußfolgerungen aus den bisher allein betrachteten Integumentalräumen stützen.

In erster Linie sei der Ausstattung des Rüssels mit Haken gedacht. Dies galt bisher als eine Erscheinung, die unter allen *Sipunculus*-Arten ausschließlich dem *S. australis* zukomme, den Selenka eben auf Grund dieses Merkmales zum einzigen Vertreter seiner ersten Gruppe gemacht hat. Seitdem ist nur eine zweite hakentragende Species bekannt geworden, Cuenot's *S. arcassonensis*. Unsere Untersuchung aber hat zu dem überraschenden Ergebnis geführt, daß alle *Siphonosoma*-Arten mit einziger Ausnahme von *S. cumanense* und den ihm sehr nahestehenden Arten *S. edule*

Sluiter und *billitonense* Sluiter, die zu *S. cumanense* in einem ähnlichen Verhältnis stehen wie die bisher als Varietäten von dieser Art angesehenen Formen *semirugosum* und *opacum*, wohlausgebildete Rüsselhaken besitzen, womit diese in die Reihe der zwar nicht ausnahmslos vorkommenden, aber weit verbreiteten Gattungsmerkmale einrücken.

Ferner war schon früher gelegentlich bemerkt worden, daß bei verschiedenen Arten der bisherigen Gattung *Sipunculus* das Bauchmark im Bereiche des Rüssels andere Beziehungen zur Haut aufweist als bei *S. nudus*, wo es von dieser weit abrückt und durch sehr lange Nerven damit verbunden ist, wohingegen es bei anderen ihr bis zu seinem vorderen Ende eng angelagert bleibt und nur sehr kurze Nerven entsendet. Es hat sich nun herausgestellt, daß das keineswegs ein bedeutungsloser Unterschied ist, sondern die jetzt von uns angenommenen Gattungen *Sipunculus* und *Siphonosoma* scharf trennt, vor allem aber mit anderen Besonderheiten in Zusammenhang steht.

Bei allen *Siphonosoma*-Arten, die wir daraufhin untersucht haben, ist der vorderste Teil des Bauchmarks durch ein schmales medianes Mesenterium mit der Rüsselhaut verbunden, und durch dieses zieht, mehr oder weniger gewunden, ein enger, aber von einem schönen Epithel ausgekleideter Kanal. Dieser mündet einerseits durch einen kleinen Porus nach außen, und zwar in der ventralen Medianlinie unmittelbar hinter den Tentakeln, von deren Eigentümlichkeiten hernach noch die Rede sein wird. Andrerseits begibt er sich zum Bauchmark, und zwar zu dessen vorderstem Ende, wo die Nervenfasern sich zu den Schlundringschenkeln zu trennen beginnen. Er legt sich nicht nur dem Bauchmark an, sondern dringt in dasselbe ein und endigt innerhalb desselben mit einem kleinen Hohlraum, dessen Wand von einem komplizierten Epithel gebildet ist, dessen befriedigende Analyse allerdings an dem nicht adhoc konservierten Material noch nicht möglich gewesen ist. Wir fanden ihn immer zwischen den Anfängen der Schlundringschenkel stark seitlich zusammengedrückt, dicht unter der dorsalen Wand, die sicher blind geschlossen ist, etwas und mehr noch, oft sogar erheblich, an der ventralen Seite erweitert, wo er sich in den beschriebenen Kanal fortsetzt. In einigen Präparaten habe ich in dieser Erweiterung einen größeren, in den gefärbten Schnitten dunkel erscheinenden Körper gefunden, den ich geneigt bin, für ein Konkrement anzusehen. Das bestärkt mich in meiner Vermutung, daß wir es in dem geschilderten Organ mit einer dem

vorderen Ende des Bauchmarks eingelagerten Statocyste zu tun haben, die durch einen langen Kanal mit der Außenwelt in Verbindung steht.

Sicher fehlt ein solches, jedenfalls am vorderen Ende des Bauchmarks, das auch von der Haut viel weiter entfernt liegt und nicht durch ein Mesenterium damit verbunden ist, bei *Sipunculus nudus*. Ebensowenig ist es bei *Phascolosoma* — nach Untersuchung von *Ph. elongatum* und *vulgare* — vorhanden, und der sogenannte *S. gouldi* schließt sich auch in dieser Beziehung ganz an *Phascolosoma* an. Dagegen ist das gleiche, in allem Wesentlichen übereinstimmende Organ bei *Physcosoma* — nach Untersuchung von *Ph. granulatum* — vorhanden. Ein Versuch, es an frischem Material zu untersuchen, hat leider bei der Kleinheit des Objekts kein brauchbares Resultat geliefert; sicher enthält weder das Bläschen noch der Kanal Wimpern, und auch ein Konkrement wurde nicht gefunden. Wie weit es in anderen Sipunculideengattungen wiederkehrt, bleibt weiteren Nachforschungen vorbehalten.

Zu den Unterschieden, auf die man bereits früher gestoßen war, mit denen man jedoch nichts anzufangen wußte, z. T. weil die Kenntnisse sich zu sehr auf oberflächliche und unwesentliche Einzelheiten beschränkten, gehören solche, die in bezug auf die Tentakel vorhanden sind. Es ist ja bekannt, daß bei *S. nudus*, dem sich in dieser Hinsicht *S. tesselatus, robustus, priapuloides* u. a. anschließen, statt eigentlicher Tentakel eine den Mund umstehende Falte mit unregelmäßigen und wechselnd tiefen Randeinschnitten vorhanden ist. Dagegen fand man bei Arten, die unserer jetzigen Gattung *Siphonosoma* gehören, so z. B. *S. cumanense*, sehr zahlreiche lange, zugespitzte Tentakel. Tatsächlich aber beziehen sich die wesentlichen Unterschiede gar nicht auf die Zahl und Gestalt, sondern sind vielmehr in der Beziehung zum Vorderende des Rüssels und seiner Haut begründet. Es würde keineswegs zutreffen, wenn man etwa meinen sollte, bei *Sipunculus* brauchten nur die Randeinschnitte tiefer, regelmäßiger und zahlreicher zu werden, um daraus den Tentakelapparat der Siphonosomen — der in der Hauptsache mit dem der Gattung *Phascolosoma* übereinstimmt — hervorgehen zu lassen. Ich sehe zunächst davon ab, daß in dem verbleibenden Rest der Gattung *Sipunculus*, soweit meine bisherigen Beobachtungen reichen, der Tentakelapparat noch wiederum Verschiedenheiten aufweisen kann, z. B. bei *S. indicus* Peters (= *S. edulis* Pallas), und beschränke mich deshalb absichtlich auf *S. nudus* und die ihm in diesem Punkte ganz gleichenden vorhin genannten

Arten. Bei diesen sind die sogenannten Tentakel eine den Mund umgebende und von da aus frei nach vorn und außen hervorragende Falte, deren Randeinschnitte sich in der vorher angegebenen Weise verhalten. Bei *Siphonosoma* aber wie bei *Phascolosoma* (s. darüber hauptsächlich Théel) bedecken die Tentakel bei ausgestrecktem Rüssel eine ausgedehnte, nach außen stark gewölbte Kopfscheibe, von deren Außenrande sie in einer nach bestimmten Regeln gebuchteten, nämlich wiederholt nach außen, gegen den Rand der Kopfscheibe hin und von dort wieder mundwärts zurücklaufenden Linie abgehen, wobei sie nicht nur nach vorn und außen, sondern großenteils deutlich nach hinten gerichtet sind. Dazu kommt dann erst, daß sie lang, spitz, zahlreich und scharf voneinander abgesetzt sind. Immer sind von diesen Tentakelgruppen außer seitlichen und ventralen zwei dorsale zu unterscheiden, und zwischen diesen findet sich bei allen *Siphonosoma*-Arten ein charakteristisches Sinnesorgan, das bei allen *Sipunculus*-Arten fehlt, aber bei den in bezug auf den Tentakelkranz so übereinstimmenden *Phascolosoma*-Arten wahrscheinlich immer vorhanden ist, von uns nicht nur bei *Ph. elongatum* und *vulgare*, sondern auch bei dem sogenannten *S. gouldi* nachgewiesen worden ist. Es ist ein aus zwei symmetrischen Hälften bestehendes „Wimperorgan", das von zahlreichen aus dem Gehirn hervorgehenden Nerven versorgt wird. Um über seine Beziehungen zu diesem klar zu werden, muß zunächst ein das Gehirn selbst betreffender Punkt besprochen werden, worüber das wichtigste schon lange bekannt ist. Bei allen Sipunculideen berührt es mit seinem vorderen Ende in einer gewissen Ausdehnung die Epidermis und geht in diese über. Dieses Vereinigungsgebiet ist bei *Phascolosoma* und ebenso bei *Siphonosoma* entweder fast eben oder bildet eine Grube, die bald sehr flach, bald tiefer, aber immer recht weit ist, während sie bei *Sipunculus* stets einen tiefen, engen Kanal von oft mehreren Millimeter Länge darstellt, den sogenannten Cerebraltubus. In der nach hinten gelegenen Wand dieser Grube bzw. nach hinten von der Vereinigungsfläche in den Fällen, wo sich keine Grube ausbildet, liegt nun, also dorsal und median, zwischen den beiden vorhin erwähnten Tentakelgruppen, mehr oder weniger von ihnen bedeckt, das in Rede stehende Sinnesorgan. Bei *Sipunculus* müßte es, wenn es vorhanden wäre, in dem Cerebraltubus liegen, doch findet sich nicht die geringste Spur davon. Es ist unter den früher zu dieser Gattung gezählten Arten eine charakteristische Eigentümlichkeit der von uns aufgestellten Gattung *Siphonosoma*. Eine genauere Beschreibung davon werde ich später geben. Ich

will nur erwähnen, daß es auch *S. arcassonense* zukommt, obwohl die Angabe von Cuenot darüber auf einem Irrtum beruht. Was er gesehen und als das in einem Cerebraltubus gelegene Wimperorgan gedeutet hat, war, wie aus seinen mir vorliegenden Präparaten deutlich hervorgeht, nicht dieses Organ (das fortgeschnitten war), sondern die Statocyste, also ein Sinnesorgan, das keine Beziehungen zum Gehirn, sondern zum Bauchmark hat.

Als letztes die Gattung *Siphonosoma* charakterisierendes Merkmal, dessen heute gedacht werden soll, sei die Gestalt der Nephrostome ihrer beiden Nephridien erwähnt. Sie sind stets sehr groß und nach jeder Seite in einen längeren oder kürzeren Zipfel ausgezogen, der etwas nach hinten gebogen ist, so daß das Nephrostom etwa halbmondförmig erscheint.

Was ich Ihnen heute vorgetragen habe, bitte ich als eine vorläufige Mitteilung unserer Resultate in groben Zügen zu betrachten. Die ausführliche Darstellung, die voraussichtlich ziemlich bald wird erscheinen können, wird namentlich die Aufgabe zu erfüllen haben, die Kennzeichnung der einzelnen Arten zu prüfen und zu präzisieren, wobei sich herausstellen wird, daß manche Bestimmungen geändert werden müssen. In dieser Beziehung hat sich besonders das als circumtropische Art — aus Westindien, dem Indischen und dem Stillen Ozean — beschriebene *S. cumanense* als interessant und einer sorgfältigeren Prüfung bedürftig erwiesen, die dazu geführt hat, eine ganze Anzahl von Arten oder wenigstens Unterarten innerhalb derselben zu unterscheiden, die bisher nur für bedeutungslose Farbenvarietäten gehalten worden sind. Die Art hat das besondere Interesse aller Sipunculidenforscher seit Keferstein, ihrem Entdecker, hervorgerufen durch ihre Ausstattung mit höchst eigentümlichen, an die Dissepimente der Anneliden erinnernden Scheidewänden des Cöloms ihres Rumpfes, die vorzugsweise in der ventralen Hälfte desselben rechts und links angebrachte, mit ihrem freien Rande nach hinten gekehrte halbmondförmige Membranen sind. Mit eigentlichen Dissepimenten haben sie sicher nichts zu tun. Sie sind keineswegs auf *S. cumanense* beschränkt, sondern kommen auch anderen, ihm sehr nahestehenden Arten zu. Noch weniger bilden eigentümliche, durch ihre besondere Größe sich auszeichnende und durch die sämtlichen Haut- und Muskelschichten hindurch ins Cölom hineinreichende, von Augener als Kefersteinsche Bläschen bezeichnete Hautdrüsen eine Eigentümlichkeit von *S. cumanense*. Solche kommen vielmehr den meisten Arten der Gattung *Siphonosoma*, auch der neuen Gattung *Dolichosiphon* zu. Das gleiche gilt von eigen-

tümlichen vor den Nephridien auftretenden „Zotten", die Selenka als eine Besonderheit von *S. vastus* beschrieben und die später Augener bei *S. australis* gefunden hat. Sie gehören ebenfalls zu den Merkmalen der Gattung *Siphonosoma*.

Diskussion:

Herr Professor Ziegler (Stuttgart) frägt, ob man den Divertikeln des Cöloms, welche in die Muskulatur hineingreifen, eine respiratorische Funktion zuschreiben darf.

Herr Professor Spengel antwortet:

Über die Funktion der Integumentalräume ist z. Z. nichts einigermaßen Sicheres zu sagen. Einiges spricht zwar für eine respiratorische Tätigkeit, womit aber die Bedeutung nicht erschöpft sein dürfte. Die Cöca treten oft in innige Beziehung zu den Drüsen und Sinnesapparate darstellenden Hautkörpern, wohingegen in anderen Fällen solche Beziehungen ganz und gar fehlen, so daß auch darin wohl keine verläßliche Grundlage für die physiologische Deutung gegeben ist.

Herr Dr. O. Steche (Leipzig):

Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven.

Den Ausgangspunkt der Untersuchungen, über die hier kurz berichtet werden soll, bildete eine zufällige Beobachtung. Bei biologisch-chemischen Untersuchungen über Katalase experimentierte ich 1909 auch mit Puppen von *Deilephila euphorbiae*, dem Wolfsmilchschwärmer und stellte dabei fest, daß sich die Geschlechter in auffallender Weise durch die Farbe der Hämolymphe unterscheiden. Während sie beim ♂ wasserklar und farblos ist, hat die des ♀ eine leuchtend grüne Farbe. Als nun durch die Untersuchungen der letzten Jahre, speziell durch die Arbeiten von Meisenheimer, das Problem der sekundären Sexualcharaktere bei den Insekten in den Vordergrund des Interesses gerückt war, habe ich in Gemeinschaft mit Herrn stud. Geyer eine ausführlichere Untersuchung der Lymphe unternommen. Die Experimente sind noch nicht abgeschlossen, lassen aber schon einige allgemeine Folgerungen zu.

Zunächst handelte es sich darum, festzustellen, ob dieser Farbenunterschied bei den Insekten weiter verbreitet sei. Bei

den vorwiegend untersuchten Lepidopteren ergaben sich folgende Verhältnisse:

Tabelle I.

		♂	♀
	I. Sphingidae.		
1.	*Deilephila euphorbiae*, Puppen	farblos	dunkelgrün
2.	*Dilina tiliae*, Raupen nach 3. Häutung	fast farblos	„
3.	*Smerinthus populi*, „ „ 2. „	schwach hellgrün	gelbgrün
4.	„ „ Puppe	fast farblos	leuchtend grün
5.	*Pterogon proserpina*, Puppe	schwach gelb	gelblichgrün
6.	*Smerinthus ocellata*, Raupen n. 2. Häutung	hellgrün	gelbgrün
7.	„ „ Puppe	etwas heller grün als ♀	leuchtend grün
8.	*Sphinx ligustri*, Raupen nach 2. Häutung	hellgrün	gelbgrün
9.	„ „ Puppe	leuchtend grün	leuchtend grün
	II. Bombycidae.		
10.	*Phalera bucephala*, Raupe	hellgelb	grün
11.	*Malacosoma neustria*, Raupen n. 3. Häutung	fast farblos	gelbgrün
12.	„ „ Puppe	farblos	„
13.	*Lymantria monacha*, Raupe n. 3. Häutung	hellgelblich	dunkelgrün
14.	„ „ Puppe	„	rötlich
15.	*Lymantria dispar*, Raupe nach 4. Häutung	schwach gelbgrün	gelbgrün
16.	„ „ Puppe	schwach gelb	rötlich
17.	*Bombyx rubi*, Raupe nach 4. Häutung .	schwach hellgrün	gelbgrün
	III. Noctuae.		
18.	*Mamestra pisi*, Raupe	schwach hellgrün	gelb
19.	*Agrotis segetum*, Raupe	wasserhell	schwach gelb
	IV. Rhopalocera.		
20.	*Pieris brassicae*, Raupe	hellgrün	gelb
21.	„ „ Puppe	„	leuchtend gelb
22.	*Vanessa io*, Raupe	schwach hellgrün	„ „

Man kann danach wohl sagen, daß dieser Farbunterschied unter den Lepidopteren allgemein verbreitet ist, wenn auch seine Intensität in den einzelnen Fällen schwankt. Nur selten, z. B. bei *Sphinx ligustri*, ist es nach der Farbe der Lymphe nicht mit Sicherheit möglich, zu entscheiden, welches Geschlecht man vor sich hat.

Außerhalb der Lepidopteren haben wir bisher nur Stichproben machen können, sind aber dabei anscheinend auf ähnliche Verhältnisse gestoßen.

Von Tenthrediniden haben wir Larven von *Nematus ventricosus* und *Hylotoma rosarum* untersucht. Bei beiden finden sich

Exemplare mit einerseits gelber, andererseits leuchtend grüner Lymphe. Da die Feststellung des Geschlechts hier Schwierigkeiten macht, so können wir darüber noch nichts Bestimmtes sagen, es dürfte sich aber auch hier wohl sicher um einen Geschlechtsunterschied handeln. Das gleiche gilt unter den Coleopteren für *Phytodecta quinquenotata*, eine Chrysomelide, deren Larven teils hellgrünes, teils farbloses Blut haben. Beim Maikäfer *Melolontha vulgaris* haben wir das Geschlecht festgestellt, die Lymphe der ♂ ist wasserhell, die der ♀ schwach hellbraun.

Unter den Orthopteren haben wir dagegen keinen deutlichen Farbunterschied finden können. Untersucht wurden bisher *Gryllus domesticus* und *campestris*, *Meconema varium* und die exotische, vielfach eingeschleppte *Distremena marmorata*. Die Lymphe hat überall einen hellgelben bis bräunlichgelben Farbton, auch bei der leuchtend grünen *Meconema*, ein Geschlechtsunterschied ist nicht festzustellen.

Daß dieser so deutliche Farbenunterschied bei den Lepidopteren den bisherigen Beobachtern entgangen ist, muß merkwürdig erscheinen. Cuénot[1]) hat die Lymphe von zahlreichen Wirbellosen, u. a. auch von Schmetterlingen untersucht und dabei Farbenangaben gemacht. Poulton[2]) hat speziell die grüne Färbung auf ihre chemische Natur geprüft, allerdings bei einem für die sexuelle Differenzierung ungünstigen Objekt, *Smerinthus ocellata*. Er hat gelegentlich Verschiedenheiten bei Untersuchung anderer Arten bemerkt und erörtert sogar die Frage, ob es sich um Geschlechtsunterschiede handle, kommt aber zu keinem Resultate. In neuester Zeit hat Kopeć[3]) Bluttransfusionen von männlichen in weibliche Raupen, u. a. auch von *Lymantria monacha* gemacht und dabei Mengen von $^1/_2$ ccm und mehr verwendet. Trotzdem haben alle diese Autoren keinen Unterschied konstatiert.

Es fragt sich nun, welchen Ursprung die grüne Färbung des ♀ Blutes hat. Eine spektroskopische Untersuchung erwies, daß es sich dabei sicher um ein Chlorophyllderivat handelt, ein Ergebnis, das mit den Anschauungen von Poulton übereinstimmt. Vergleichende Untersuchungen von Chlorophyllextrakten verschiedener

[1]) Cuénot, L, Études sur le sang et les Glandes lymphatiques dans la série animale, II. partie: Invertébrés. Arch. Zool. expér. (2) Tome 9.

[2]) Poulton, E. B., The essential nature of the colouring of phytophagous larvae etc. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 38, 1885.

[3]) Kopeć, St., Unters. über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw. Mech. 33, 1911.

Art und Hämolymphe machten es sehr wahrscheinlich, daß die Veränderung des Chlorophylls keine sehr weitgehende ist. Das unveränderte Blattchlorophyll gibt im Spektroskop neben einer totalen Absorption im Blau vier charakteristische Streifen, von denen einer im Rot, einer in Orange und zwei im Grün liegen.

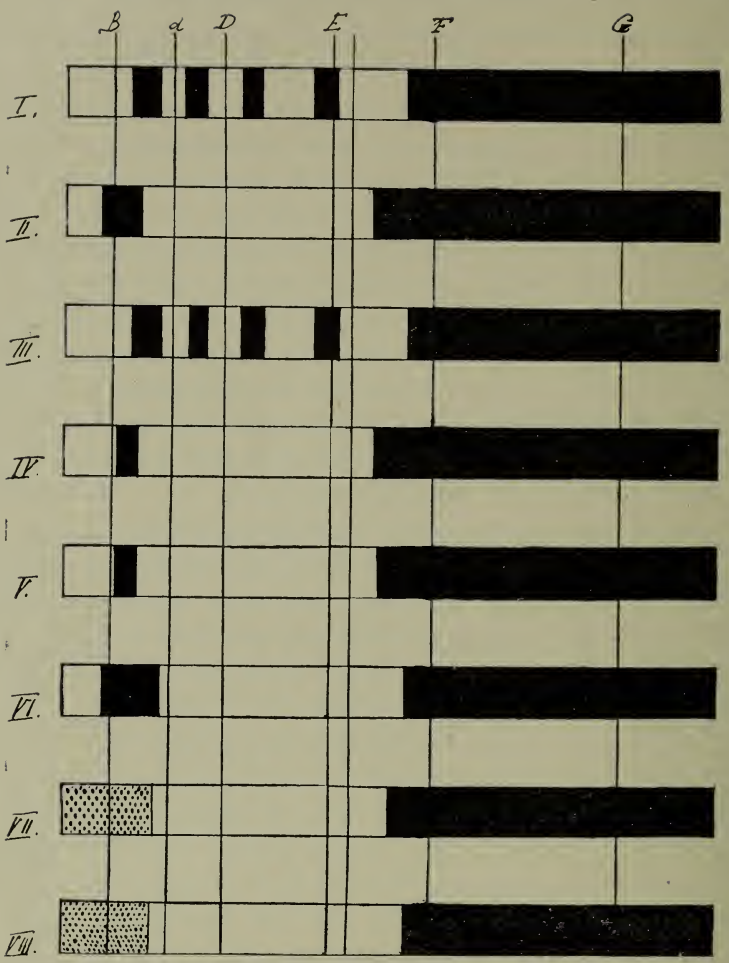
Das gleiche Verhalten zeigt eine Ausschüttelung mit Äther (Tab. II, 1). Dagegen findet man bei einem Extrakt mit verdünntem Alkali oder Kochsalz nur noch den 1. Streifen im Rot und die Absorption im Blau (Tab. II, 2). Genau das gleiche Spektrum zeigen nun auch die Hämolymphen der ♀♀ verschiedener Lepidopteren, wovon Tab. II Fig. 4 u. 6 ein Beispiel gibt. Aus der alkalischen Lösung kann man durch Ausschütteln mit Äther wieder einen Körper gewinnen, der die ursprünglichen vier Streifen zeigt (Tab. II, 3). Bei der physiologischen Kochsalzlösung und der Hämolymphe ist uns das bisher nicht gelungen, es ist aber sehr gut möglich, daß hierbei rein technische Hindernisse vorliegen.

Untersucht man die farblose oder schwach gelbe Lymphe der ♂♂, so findet man darin wieder die totale Absorption im Blau, daneben aber nur eine unscharf begrenzte Trübung im Rot (Tab. II, 7). Dieses Spektrum entspricht, wie Tab. II, Fig. 8, zeigt, ganz dem des Xanthophylls, das ja meist mit dem Chlorophyll zusammen in den Pflanzen vorkommt.

Es liegt nach diesen Befunden der Schluß nahe, daß im weiblichen Organismus das Chlorophyll in wenig modifizierter Form in die Blutbahn gelangt, während es beim ♂ abgebaut wird und nur das Xanthophyll übrig bleibt. Dieser Befund wäre physiologisch insofern interessant, als der unveränderte Durchgang einer so komplizierten und labilen Verbindung, wie das Chlorophyll, durch die Darmwand gerade nach den neueren Anschauungen, wie sie besonders von Abderhalden[1]) vertreten werden, sehr überraschend ist. Natürlich ist der Schluß nicht zwingend, denn man kann auch annehmen, daß das Chlorophyll im Darm erst abgebaut und später synthetisch wieder hergestellt wird. Für sehr wahrscheinlich vermag ich diesen Weg jedoch nicht zu halten, gerade bei einem Körper wie das Chlorophyll, dessen Synthese doch auch in anderen Fällen von enormer Wichtigkeit für den Tierkörper sein müßte. Ich glaube vielmehr, daß hier ein Punkt vorliegt, in dem der Stoff-

[1]) Abderhalden, E., Neuere Anschauungen über den Bau und den Stoffwechsel der Zelle. Berlin 1911. — Schutzfermente des tierischen Organismus. Berlin 1912.

Tabelle II.



		Schichtdicke
I.	Chlorophyll, Ätherextrakt	10 mm
II.	Chlorophyll, NaCl-Extrakt	20 „
III.	Chlorophyllextrakt mit KOH $^1/_1$ n hergestellt, dann mit Äther ausgeschüttelt	10 „
IV.	Hämolymphe von *Sphinx ligustri* ♀, Puppe . . .	20 „
V.	„ „ „ „ ♂, „ . . .	10 „
VI.	„ „ *Deilephila euphorbiae* ♀, Puppe	20 „
VII.	„ „ „ „ ♂, „	40 „
VIII.	Xanthophyll, Atherextrakt	40 „

wechsel der Insekten, wie wahrscheinlich in mancher anderen prinzipiell wichtigen Hinsicht, von dem der Wirbeltiere abweicht.

Für die Verwendung des grünen Farbstoffes ist schon von Poulton eine zum Teil wohl richtige Deutung gegeben worden. Er soll nach ihm einerseits dazu dienen, nackten Raupen mit dünner, ungefärbter Epidermis als Schutzfarbe auf grünen Blättern zu dienen, außerdem soll aber das Chlorophyll in die Eier übergehen und diese, sowie die frisch ausgeschlüpften Larven vor der Nahrungsaufnahme protektiv färben. Unsere Beobachtungen lassen sich insofern gut damit vereinigen, als wir fanden, daß öfters, z. B. bei *Deilephila euphorbiae*, das Blut der ♀ Puppe kurz vor dem Schlüpfen seine grüne Farbe verliert und leuchtend gelb wird. Gleichzeitig bilden sich die grün gefärbten Eier aus. Bei anderen Formen behält jedoch das Blut auch in der Imago seine grüne Farbe bei.

Der für die theoretische Verwertung dieser Farbenunterschiede wichtige Punkt ist folgender. Es muß im Organismus der ♂ und ♀ Larven eine Differenzierung des Stoffwechsels vorliegen, welche diese verschiedenen Färbungen erzeugt. Entweder müssen die Darmzellen verschieden organisiert sein, so daß die des ♀ das Chlorophyll durchlassen, die des ♂ jedoch es abbauen oder es muß in den blutbildenden Organen ein Stoff erzeugt werden, der bei beiden Geschlechtern verschieden ist resp. dem einen fehlt und dadurch die Farbunterschiede veranlaßt. Eine Entscheidung darüber wird sich vielleicht dadurch herbeiführen lassen, daß man Blut zu einer Chlorophyllösung setzt und prüft, ob sie verändert wird. Bei unserem bisherigen Material erlaubte es die Anwesenheit einer die Lösung schwärzenden Tyrosinase dies nicht, wir kennen aber geeignete Objekte und werden an ihnen die entsprechenden Versuche anstellen[1]). Es bestände auch die Möglichkeit, daß dieser Stoff von den Geschlechtsdrüsen geliefert würde. Nach den bisherigen Versuchen über die Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere durch innere Sekretion der primären ist diese Annahme an sich schon recht unwahrscheinlich. Wir haben begonnen, sie experimentell zu prüfen durch Kastration und Transplantation von Geschlechtsdrüsen sowie durch Bluttransfusion. Die bisher erhaltenen Ergebnisse zeigen keinen Einfluß der Geschlechtsdrüsen.

Wenn diese Beeinflussung ausgeschlossen werden kann, so ist die Vorstellung unabweislich, daß die Differenz der Lymphfärbung

[1]) Es handelt sich nach weiteren Versuchen sehr wahrscheinlich um Differenzierung der Darmzellen, da ♂-Blut in vitro die grüne Farbe des ♀-Blutes nicht verändert.

auf sexueller Differenzierung von Zellen beruht, seien es nun Darm- oder Blut- resp. Fettkörperzellen, die man bisher für sexuell völlig indifferent gehalten hat. D. h. es sind bei den Insekten nicht nur die Sexualorgane, sondern alle Körperzellen von vornherein sexuell differenziert.

Diese Tatsache rückt die Befunde bei der Kastration und Transplantation von Geschlechtsdrüsen in ein neues Licht. Ursprünglich war man geneigt, die sekundären Geschlechtscharaktere als durch innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen bedingt anzusehen. Diese hauptsächlich durch Versuche an Wirbeltieren gewonnene Auffassung verlor ihre allgemeine Bedeutung, als in einwandfreier Weise gezeigt wurde, daß bei den Insekten eine völlige Unabhängigkeit zwischen beiden Organen besteht[1]). Die Gegensätze beider Auffassungen hat Meisenheimer dadurch zu vereinigen gesucht, daß er der inneren Sekretion nur eine aktivierende Reizwirkung zuschreibt, die speziell bei den periodisch funktionierenden sekundären Sexualorganen wirksam sei und bei Transplantation auch von der entgegengesetzten Geschlechtsdrüse geleistet werden könne[2]). So interessant und in vieler Hinsicht ausreichend auch diese Annahme ist, so läßt sich doch für die Wirbeltiere wohl kaum bestreiten, daß dazu noch ein spezifischer Reiz für die Ausbildung der sekundären Organe des betreffenden Geschlechtes kommt[3]).

Zieht man die sexuelle Differenzierung des ganzen Körpers mit heran, so lassen sich die widerstreitenden Befunde leicht vereinigen. Man braucht nur anzunehmen, daß diese allgemeine Differenzierung in den verschiedenen Gruppen des Tierreichs einen verschieden hohen Grad erreicht hat. Dieser Grad dürfte etwa parallel gehen zur Neigung zum normalen Hermaphroditismus resp. zur strengen Durchführung der Bisexualität. Bei den häufig normal zwittrigen Mollusken z. B. ist diese allgemeine Differenzierung wohl gar nicht oder nur in geringem Maße vorhanden, bei den Insekten dagegen, unter denen wir normale Zwittrigkeit fast gar nicht kennen, kann sie einen sehr hohen Grad erreichen. In diesem Falle wird selbst der spezifische Reiz der Geschlechtsdrüsen nichts an dem fest vorgeschriebenen Ablauf der Entwicklungsvorgänge ändern

[1]) Vgl. vor allem: Meisenheimer, Joh., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Beitrag. Jena 1909. — Kopeć, St., Unters. üb. Kastration u. Transplantation b. Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. 33.

[2]) Meisenheimer, Joh., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. II. Beitrag. Jena 1912.

[3]) Vgl. besonders Steinach, E., Zentr. f. Physiol. 25. 1911 u. Pflüger's Arch. 144. 1912.

können, Transplantation wird also wirkungslos sein. Es scheint fast, als ob bei den Insekten auch der trophische Reiz der Geschlechtsorgane ohne große Bedeutung sei, da Kastration offenbar keine wesentlich hemmende Wirkung auf die Entwicklung ausübt, wie aus Meisenheimer's und Kopeć's Versuchen hervorgeht.

Ist die sexuelle Differenzierung des Gesamtkörpers weniger vollkommen, so kann der spezifische Einfluß der Geschlechtsdrüsen immer mehr in den Vordergrund treten und es bietet sich damit die Möglichkeit für alle Übergänge in der Wirkung von Operationen an den Geschlechtsdrüsen. Von einfachen Ausfallserscheinungen infolge Wegfalls des trophischen Reizes bei zu völliger Umprägung der sekundären Sexualcharaktere durch Transplantation der Geschlechtsdrüsen läßt sich eine fortlaufende Reihe aufstellen, deren Stadien wir zum Teil verwirklicht kennen. Dadurch, daß die einzelnen Organe im Grade ihrer sexuellen Bestimmtheit resp. ihrer Empfindlichkeit gegen die spezifischen Sekrete der Geschlechtsdrüsen variieren können, läßt sich jede Kombination einfach begreifen.

Der Höhepunkt der geschlechtlichen Differenzierung wäre der, daß die Organe des anderen Geschlechtes, z. B. die Geschlechtsdrüse, bei Transplantationen nicht mehr die geeigneten Entwicklungsbedingungen fänden. Wie die ausgeführten Versuche lehren, ist bei den Insekten, wenigstens bei den bisher untersuchten Formen, diese Stufe nicht erreicht, ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß auch solche Fälle zur Beobachtung kommen.

Der Farbenunterschied der Lymphe dient nach dem eben Ausgeführten nur als Indikator für eine allgemeine sexuelle Differenzierung der Körperzellen. Es ist also durchaus wahrscheinlich, daß auch bei den nicht phytophagen Larven der gleiche Unterschied besteht, obwohl er wegen des Mangels an Chlorophyll nicht auf so einfache Weise festzustellen ist. Wir haben daher nach Methoden gesucht, auch auf anderem Wege Differenzierungen nachzuweisen. Es bot sich uns dazu als eventuell geeignet die Präcipitinreaktion des Serums. Injiziert man einem Kaninchen Blut oder Gewebesubstanz einer fremden Tierart, so gewinnt sein Blutserum bekanntlich dadurch die Fähigkeit, bei Vermischung mit Extrakten der gleichen Tierart eine Fällung zu erzeugen, die bei verwandten Formen schwächer ist oder ganz ausbleibt. Enthielt nun in unserem Falle das Blut ♂ und ♀ Raupen differente Stoffe (Eiweißkörper), so konnte möglicherweise in der Fällbarkeit ein Unterschied zwischen beiden Geschlechtern bestehen. Wir haben also Kaninchen mit Lymphe von ♂ Raupen injiziert, fanden aber, daß das gewonnene

Serum mit beiden Geschlechtern gleich reagierte. Das ist nicht verwunderlich. Denn ohne Zweifel enthält die Lymphe eine große Menge Eiweißkörper, die beiden Geschlechtern gemeinsam sind, und daneben nur wenige spezifische. Es ist daher leicht verständlich, daß bei der Präcipitinreaktion die ersteren vorwiegen und eventuelle Unterschiede verdecken. In der Annahme, daß die spezifischen Stoffe in den Geschlechtsdrüsen sich in besonders hoher Konzentration befänden, wofür unter anderem die Versuche von Dunbar[1]) sprechen, prüften wir die Wirkung des durch Injektion ♂ Lymphe gewonnenen Serums auf Extrakte der Geschlechtsdrüsen, aber gleichfalls ohne Erfolg.

Eine Verbesserungsmöglichkeit bot sich noch dadurch, daß man die Extrakte vor der Verwendung mit Adsorbentien, z. B. *Bolus alba* oder Tierkohle, ausschüttelte. Es werden dadurch große Mengen von Eiweißkörpern adsorbiert und, falls die spezifischen sich nicht darunter befinden, bietet sich die Möglichkeit, ihre Wirkung im Extrakt mehr zur Geltung zu bringen. Auch die mit dieser Modifikation angestellten Versuche sind bisher erfolglos geblieben.

Man darf aber aus diesen negativen Befunden meines Erachtens nicht den Schluß ziehen, daß auch tatsächlich keine Unterschiede vorhanden seien. Die Methodik ist nur noch zu unvollkommen, um diese feinen Differenzen nachzuweisen. Es muß serologisch besser geschulten Forschern überlassen bleiben, hier eventuell tiefer einzudringen. Der leicht und regelmäßig zu beobachtende Farbenunterschied der Lymphe bei Lepidopterenlarven verschiedenen Geschlechts läßt sich jedenfalls nicht ohne die Annahme sexueller Differenzierung auch solcher Körperteile erklären, die bisher für sexuell indifferent gehalten wurden, und die aus dieser Tatsache gezogenen Schlüsse haben meines Erachtens einen ziemlich hohen Grad von Wahrscheinlichkeit[2]).

Diskussion:

Herr Prof. Goldschmidt (München); Herr Dr. Pringsheim (Halle); Herr Dr. Steche.

Herr Dr. Steche (Antwort auf Pringsheim und Goldschmidt) dankt Herrn Goldschmidt für sein überaus freundliches Anerbieten von Kreuzungsmaterial und erwidert Herrn Pringsheim, daß ihm die

[1]) Dunbar, W. P., Über das serobiologische Verhalten der Geschlechtszellen. Zeitschr. f. Immunitätsforschung u. exper. Therapie, IV, 1910.

[2]) Inzwischen glauben wir auf einem anderen Wege tatsächlich einen Unterschied der Eiweißkörper in der Hämolymphe von ♂ und ♀ bei Lepidopteren und auch bei anderen Insektengruppen festgestellt zu haben.

Extrahierbarkeit des Chlorophylls mit Kochsalzlösung selber sehr überraschend war und er nicht entscheiden will, ob es sich um eine echte Lösung oder Aufschwemmung handelt. — Bezüglich des Durchganges durch den Darm läßt sich der Abbau des Chlorophylls keineswegs ausschließen, erscheint ihm aber wenig wahrscheinlich.

Herr Dr. P. Schulze (Berlin) bemerkt, daß schon 1890 Buckell (The Entomologist's Record I) den Unterschied in der Hämolymphe der Geschlechter bei *Biston hirtaria* festgestellt habe. — Bei den Chrysomeliden, insbesondere bei *Melasoma vigintipunctatum*, wandern nach seinen noch nicht ganz abgeschlossenen Untersuchungen nach dem Abwerfen der Puppenhülle freie Zellen in den Raum zwischen den beiden Lamellen der Flügeldecken ein, teilen sich sehr lebhaft und bilden schließlich ein Gewebe, in dem ein Carotin gespeichert wird. Letzteres wird zur Zeit der Fortpflanzung resorbiert, was äußerlich durch ein Abblassen der Färbung in die Erscheinung tritt. Ähnlich liegen die Verhältnisse während der Winterruhe, was man z. B. auch bei manchen Coccinelliden leicht konstatieren kann. Wahrscheinlich sei bei den Lepidopteren das Chlorophyll ebenfalls an Zellen gebunden und diene möglicherweise auch hier als Reservestoff.

Herr Dr. Steche erwidert Herrn Dr. Schulze, daß ähnliche Reservestoffablagerungen wahrscheinlich auch in den Flügeln der *Chrysopa*-Arten vorkommen, die im Herbst grüne Adern haben, im Laufe des Winters aber gelb bis farblos werden. Über die histologischen Verhältnisse im Lepidopterenblut, speziell über die Bindung des Chlorophylls an Zellen hat er noch keine Untersuchungen angestellt.

Herr Dr. Hanitzsch (Leipzig):

Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen.

(Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Medusen und der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Klasse der Coelenteraten.)

I. Zur Phylogenie der Hydromedusen.

Meine Herren! Bei meinen Studien des komplizierten mit Wirtswechsel verknüpften Generationswechsels der *Cunina parasitica* Metschnikoff bin ich auf Verhältnisse gestoßen, die mir ein allgemeineres Interesse zu beanspruchen scheinen, und die ich Ihnen daher hier einmal vortragen möchte.

Da eine eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse demnächst erscheinen wird, kann ich mich jetzt darauf beschränken, die uns

hier interessierenden Kapitel aus dem Lebensgange der *Cunina parasitica* herauszugreifen, und möchte im Anschluß daran einige theoretische Vorstellungen, welche das Studium der genannten Verhältnisse in mir entwickelte, zur Diskussion stellen.

Der Speziesname *Cunina parasitica* findet ausschließlich Anwendung auf die bekannten Knospenähren im Magen der Geryoniden und die von ihnen geknospten Medusen. In neuerer Zeit hat sich jedoch herausgestellt, daß diese mindestens zwei Spezies angehören, von denen die eine bestimmt *Cunina proboscidea* Metschnikoff ist, während die andere der amerikanischen Form, der *Cunoctantha octonaria* Mc Crady ziemlich nahestehen dürfte.

Mit Rücksicht darauf, daß also der Generationswechsel und die systematische Stellung dieser zweiten Form noch zu wenig aufgeklärt ist, mag es angezeigt erscheinen, den Namen *Cunina parasitica* vorläufig noch beizubehalten.

Ich schlage vor, die beiden Spezies als *Cunina parasitica* I und II, dementsprechend die Knospenähren, welche sie aufammen (Fig. 3 und 11), als Knospenähren vom Typus I und II zu unterscheiden, wobei ich vorausschicken muß, daß die *Cunina parasitica* I eine Generation der *Cunina proboscidea* repräsentiert.

Ihren Generationswechsel, der am genauesten bekannt geworden ist, wollen wir jetzt etwas näher betrachten.

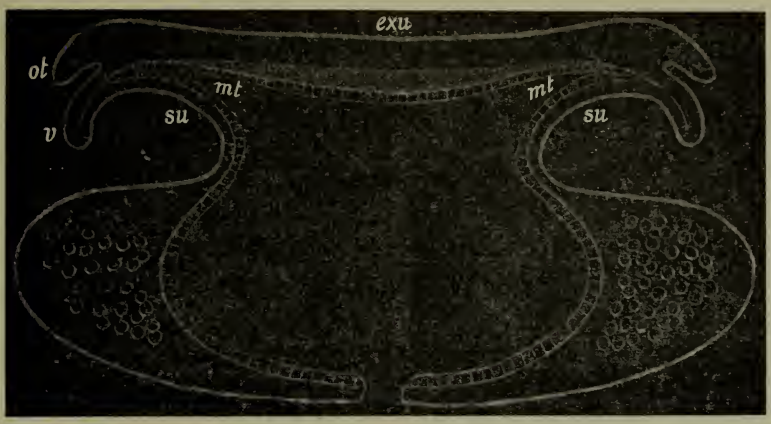
Wir haben zunächst eine wohlausgebildete *Cunina* der ersten Generation (Fig. 1), deren befruchtete Eier (Stschelkanowzew, Die

Figur 1.
Meduse der 1. Generation der *C. proboscidea* (nach Stschelkanowzew 1906).

Entwicklung der *Cunina proboscidea* Metschnikoff. Mitt. Stat. Neapel 1906) aus der ursprünglichen Lagerstätte, dem Ektoderm, ins Entoderm der gastrokanalen Räume hinüberwandern und sich dort zu einer zweiten abweichend gebauten, der ersten ganz un-

ähnlichen Generation entwickeln, die ebenfalls geschlechtsreif wird (Fig. 2).

Ihre Geschlechtsprodukte gelangen auf noch nicht ganz geklärte Weise in die Gewebe einer anderen Trachomeduse der Hochsee, der *Geryonia* oder der *Carmarina hastata* Häckel des alten Systems,



Figur 2.

Medianschnitt durch eine Meduse der 2. Generation der *C. proboscidea*.
exu Exumbrella, *su* Subumbrella, *ot* Gehörkölbchen, *v* Velum, *mt* Anlage der Magentaschen.

entwickeln sich dort zu parasitischen Larven, die schließlich im Magenraum des Wirtstieres zu Knospenähren (Fig. 3) auswachsen. Diese knospen die Individuen der ersten Generation.

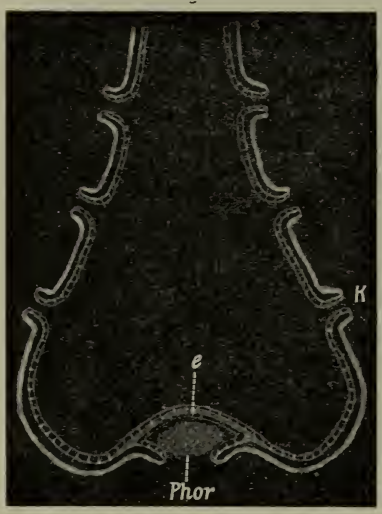
Den Generationszyklus der *Cunina proboscidea* Metschnikoff habe ich graphisch in Fig. 4 illustriert.

Die ersten Entwicklungsvorgänge der zweiten Generation sind bekanntlich von Metschnikoff (Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886) als Sporogonie gedeutet worden. Der zweite Bearbeiter dieser Verhältnisse, Stschelkanowzew (1906), hat dagegen in ihnen die Entwicklung eines befruchteten Eies zu erkennen geglaubt, während ich eine vermittelnde Stellung zwischen beiden Ansichten eingenommen habe (Der Entwicklungskreislauf der *Cunina parasitica* Metschnikoff. Mitt. Stat. Neapel 1911).

Von höherem Interesse als die ersten Entwicklungsstadien sind für unser Thema die gastrulaeähnlichen Larven dieser Generation (Fig. 5). Ihr Ektoderm ist anfänglich einschichtig, wird aber bald mehrschichtig und läßt dann eine Außenschicht von einer Innenschicht embryonaler Zellen, deren Kerne in reger Vermehrung begriffen sind, unterscheiden.

Wir wollen die letzteren Zellen, aus denen sich in der Folge Geschlecht, Nessel- und Ganglienzellen differenzieren, als interstitielle Zellen bezeichnen.

Schon frühzeitig legen sich auf der Rückenfläche unserer Larven die ersten beiden larvalen Tentakel an, die einander opponiert und aboralwärts leicht gekrümmt sind[1]). Zwischen ihnen entwickelt sich eine rein ektodermale Wucherung von keulenförmiger Gestalt (Fig. 5 st), die mit dem von Metschnikoff (Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886) bei denselben Larven beobachteten Stolo identisch sein dürfte.



Figur 3.

Cuninen-Knospenähre vom Typus I (*Cunina parasitica I*).

K Knospen, *e* Lamelle, welche die entartete Phorocyte (Bewegungszelle der Knospenähre) von dem Entoderm des Gastralraums scheidet, *Phor* Phorocyte.

Metschnikoff's Angabe, daß der Stolo von beiden Keimblättern gebildet werde, dürfte auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen sein. Tatsächlich nimmt das Entoderm keinen Anteil an der Entwicklung des Stolo.

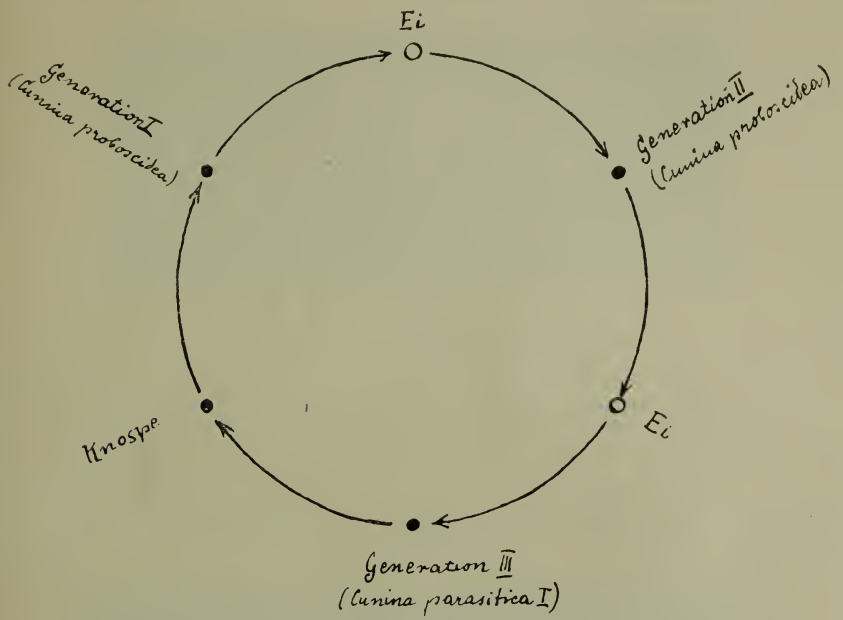
Während die larvalen Tentakel, wie schon das Beiwort andeutet, vergänglicher Natur sind, erweist sich die stolonenähnliche Wucherung für die Larve als ein Gebilde von höchster Bedeutung. Diese Wucherung nimmt zunächst eine kurze gedrungene Gestalt an und erscheint in der Folge in einer kreisförmigen Einsenkung[2]) der Rückenfläche. An ihrem distalen Ende beginnt sich das Epithel drüsig zu differenzieren, wie wir dies bei zahlreichen Hydroidenlarven kurz vor ihrer Festsetzung (sei es an einer festen Unterlage, sei es zwecks Anheftung an der Wasseroberfläche) beobachten können.

---

[1]) Nie mehr als zwei Tentakel beobachtet, während Metschnikoff und Stschelkanowzew verfolgt haben wollen, wie sich vier Tentakel anlegen. Wahrscheinlich liegt eine Verwechslung mit den noch zu besprechenden definitiven Tentakeln vor, da — wie meine neueste Untersuchung dieser Verhältnisse zeigt — den genannten Forschern unmöglich eine lückenlose Entwicklungsreihe zur Verfügung gestanden haben kann.

[2]) Diese Einsenkung kommt dadurch zustande, daß sich die interstitiellen Zellen im Umkreis des Stolo stark vermehrt haben.

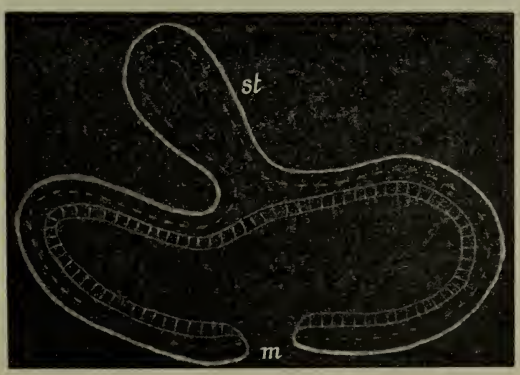
Die Ähnlichkeit wird noch dadurch erhöht, daß bei unserer Larve die apikale Drüse durch eine chitinartige Lamelle von ihrer Umgebung abgegrenzt erscheint (Fig. 6).



Figur 4.

Graphische Darstellung des Generationswechsels der *Cunina proboscidea* Metschnikoff.

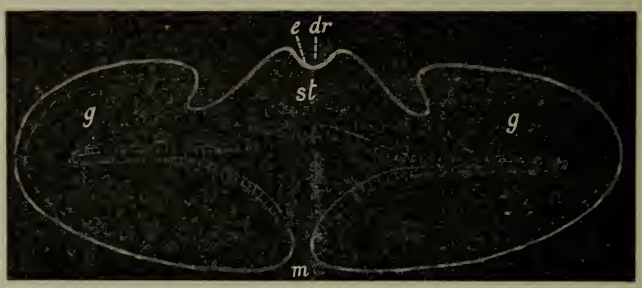
Alle diese Merkmale weisen darauf hin, daß wir in dem Stolo unserer Larven funktionell nichts weiter als einen Haftapparat zu sehen haben. Die fernere Umbildung dieses Haftapparates ist



Figur 5.

Larve der 2. Generation der *C. proborcidea* mit einer aboralen stoloähnlichen Ektodermwucherung (*st*). — Ektoderm mehrschichtig. (Durch eine gerissene Linie wird die Grenze zwischen beiden Schichten angedeutet), *m* Mund der Larve.

theoretisch von höchstem Interesse, da er nämlich ausschließlich das Material zur Bildung der Rückenscheibe, d. h. des Schirms der jungen solmaridenähnlichen Narcomeduse (Fig. 2) liefert.

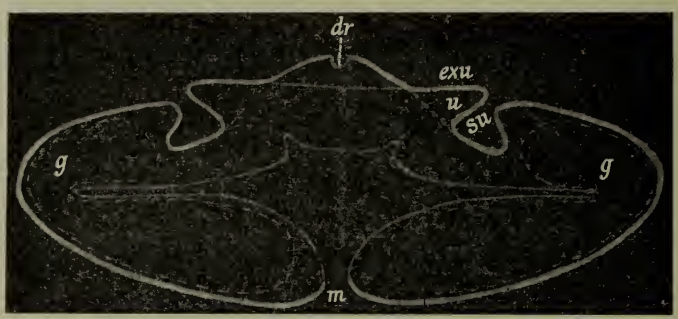


Figur 6.

Larve der 2. Generation der *C. proboscidea.*

st stolonenähnliche, aborale Ektodermwucherung mit der apikalen Drüse (*dr*), *l* chitinartige Lamelle, welche die Drüse (*dr*) abgrenzt, *g* Anlage der Genitalien, *m* Mund der Larve.

Der Medusenschirm legt sich bei unseren Larven als eine ringförmige äquatoriale Auftreibung der aboralen Ektodermwucherung an (Fig. 7 a, b).



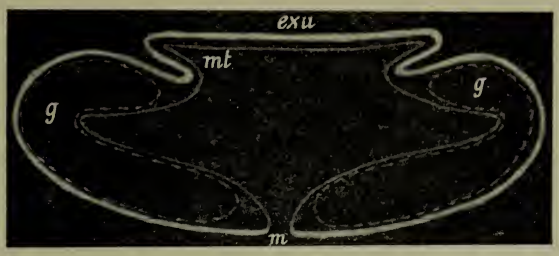
Figur 7 a.

Entwicklungsstadium der 2. Generation der *C. proboscidea.*

g Geschlechtsanlagen, *m* Mund der Larve, *dr* apikale Drüse der aboralen Ektodermwucherung, *u* Anlage des Schirms (ringförmige äquatoriale Vortreibung der aboralen Ektodermwucherung), *exu* die künftige Exembrella, *su* die künftige Subumbrella.

Hierdurch werden zwei Abschnitte an der Ektodermwucherung abgegrenzt: ein oberer, der offenbar dem Untergang geweiht ist, von dem unteren, der durch allmähliche Umbildung zur Rückenscheibe wird. Indem sich das Entoderm der Rückenfläche in die Schirmwucherung vorzustülpen beginnt, wird die Vaskularisierung des Schirms angebahnt.

An seinem Umkreis gelangen sekundär Velum, definitive Tentakel und Gehörkölbchen zur Ausbildung (Fig. 2). Die Art und Weise, wie diese sich anlegen, ist bereits von Metschnikoff



Figur 7b.
Entwicklungsstadium der 2. Generation der *C. proboscidea*.
g Geschlechtsanlagen, *m* Mund der Larve, *mt* Anlage der Magentaschen, *exu* Exumbrella.

(l. c. 1886) und Stschelkanowzew (l. c. 1906) zutreffend beschrieben worden, und ich verweise daher die Interessenten auf die zitierten Darstellungen.

Die Geschlechtszellen dieser zweiten Generation finden sich dann in den Geweben der großen *Geryonia* wieder, wo sie von Woltereck (l. c. 1905, S. 116—118) entdeckt und zuletzt an dieser Stelle demonstriert worden sind.

„Es zeigte sich folgendes: In der Gallerte einer jungen *Carmarina* fanden sich in Mengen amöboide Zellen, teils mit einem, teils mit zwei, drei und mehr Kernen. Bei dreikernigen Stadien kann man den großen blasigen Kern der Amöboidzelle (Phorocyte) von den kleineren, in ihr enthaltenen Kernen der Larve deutlich unterscheiden. Bei vier Larvenkernen kann man auch die Abgrenzung der einzelnen Zellen in der großen Zelle unterscheiden. Der Keim befreit sich meist schon jetzt mit der äußeren wimpernden Fläche aus dem umhüllenden Plasma und sitzt nunmehr der Amöboidzelle wie die Schale der Schnecke auf.“ (Woltereck, l. c. Fig. 13, S. 116.)

Figur 8.
Gastrula-ähnliche Larve der *C. parasitica I* (3. Generation der *C. proboscidea*) mit der Phorocyte (*Phor*).

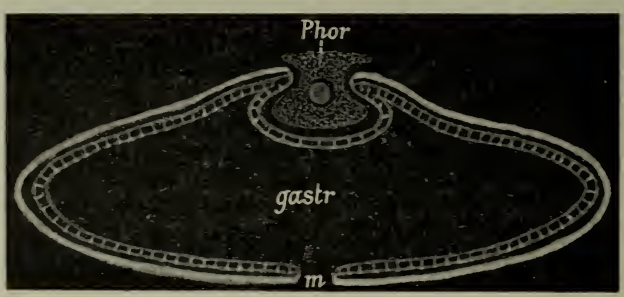
Die Zellen des bisher einschichtigen Keims beginnen sich jetzt tangential zu teilen. So entsteht die innere oder untere Zellenschicht oder das Entoderm. Die Larve hat nunmehr eine oberflächliche Ähnlichkeit mit einer *Gastrula* (Fig. 8), und ist fälschlich

als solche angesehen worden, wiewohl sich schon Metschnikoff (1881, Vergleichende embryologische Studien. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 36, S. 441) gegen diese Deutung gewandt hat. Der die große Amöboidzelle umschließende Hohlraum, auf dessen Bedeutung ich noch

Figur 9.
Larve der *C. parasitica I* (3. Generation der *C. proboscidea.*)
gastr Gastralhöhle mit der 1. Öffnung *m*, *Phor* Phorocyte.

zurückkommen werde, entspricht jedenfalls nicht der Gastralhöhle. Diese entsteht vielmehr als Spaltraum in der entodermalen Partie der Larve.

Die Gastralhöhle erweitert sich allmählich und es ist nun für die Larven der *Cunina parasitica I* (*Cunina proboscidea*-Enkel-



Figur 10.
Larve der *C. parasitica II*. Bezeichnungen wie in Fig. 9.

generation) charakteristisch, daß sich die untere Wand der Gastralhöhle, durch welche die letztere von der kolossalen Bewegungszelle (Phorocyte) getrennt erscheint, etwas oberhalb der schlitzförmigen Durchgangsöffnung der Phorocyten-Pseudopodien an der Larvenwand inseriert (Fig. 9), während bei der *Cunina parasitica II* die Spaltung des Entoderms in zwei Schichten in ganzer Ausdehnung erfolgt (Fig. 10).

Besonders deutlich kann man diesen trotz aller Geringfügigkeit prinzipiellen Gegensatz an älteren Larven der beiden Spezies verfolgen.

„Schon sehr früh erfolgt die Proliferation der auf ihrer Phorocyte ziemlich lebhaft herumkriechenden Larve. In ihrer Mitte zeigen sich eine oder mehrere lebhaft wimpernde Öffnungen, die zu kleinen Schornsteinen auswachsen und die ersten Knospen darstellen." (Woltereck, 1905, l. c. S. 110; vgl. auch Chuns: Schemata in Bronn, Coelenterata). Ihre Anlage scheint sich gesetzmäßig zu vollziehen (Hanitzsch 1911, l. c. S. 235/236). Die Proliferation schreitet distal-proximalwärts fort; dies wird dadurch ermöglicht, daß sich der Larvenkörper in die Länge streckt.

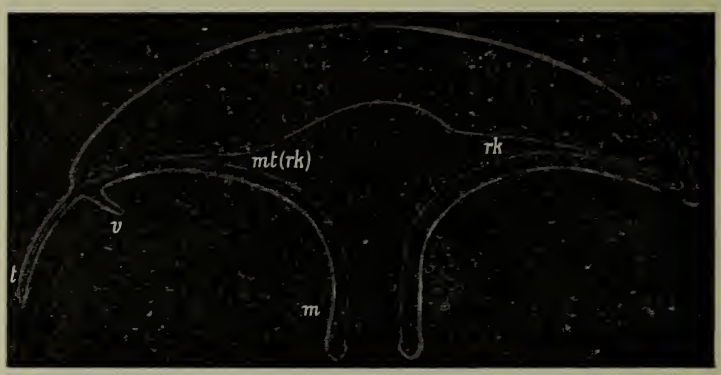
Dies wäre in großen Zügen die Entstehung der Cuninen-Knospenähren vom Typus I und II. Ihr proximaler, die Phorocyte

Figur 11.
Larve der *C. parasitica II* (Knospenähre vom Typus II).

bergender Abschnitt erfährt noch verschiedene Veränderungen, die zum Teil der Entartung dieser Riesenzelle parallel laufen, sicherlich im letzten Grunde durch dieselbe bedingt sind. Im Rahmen dieses Vortrags sind sie von untergeordnetem Interesse. Ich begnüge mich daher mit einem Hinweis auf die Skizzen (Fig. 3 und 11) und auf meine Arbeiten (1911 und 1912).

Hier habe ich nur die postembryonale Entwicklung der zweiten und dritten Generation der *Cunina proboscidea* als die theoretisch interessantesten Kapitel aus dem Lebensgange dieser Spezies herausgegriffen. Sie scheinen mir, sowohl einzeln für sich als auch vergleichsweise betrachtet, beachtenswert.

Die Figuren 6, 7a, b und 2 illustrieren uns die Entwicklung einer zwar primitiven, immerhin aber typischen Meduse (man vgl. z. B. Fig. 2 und 12) aus dem Ei über ein deutlich polypoides Entwicklungsstadium (Fig. 6a) hinweg und es ist natürlich sehr verführerisch, die Erfahrungstatsachen, die uns diese Entwicklung an die Hand gibt, zu generalisieren, d. h. für die phylogenetische Betrachtung der Medusen überhaupt nutzbar zu machen. Ob dies zulässig ist, hängt ganz davon ab, inwieweit man den Prozeß der sogenannten „inneren Knospung", dem die zweite Generation ihre Entstehung verdankt, als eine parasitische Erscheinung ansehen will. Da die Entscheidung dieser Frage von prinzipieller Bedeutung ist, möchte ich ein wenig dabei verweilen.



Figur 12.

Schematischer Längsschnitt durch eine Hydromeduse mit den Geschlechtsanlagen am Manubrium (*m*), *mt(rk)* Magentaschen (Radiärkanal), *v* Velum, *t* Tentakel.

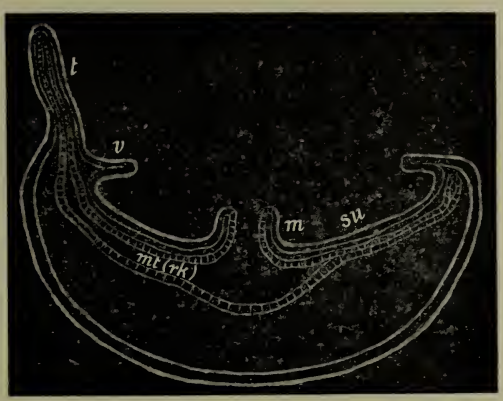
Zweifellos spricht die Entwicklung von Lokomotions- und Sinnesorganen bei der zweiten Generation dafür, daß wenigstens ein Teil ihrer Entwicklung erst sekundär in den Gastralraum der Mutter verlegt worden ist. Trotzdem läßt sich die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand weisen, daß unsere zweite Generation in Gestalt und Entwicklung manche ursprünglichen Charaktere bewahrt hat. Denn diese Erscheinung steht in der Natur keineswegs vereinzelt da. Ich erinnere Sie z. B. an die Dicyemiden, durchgängig parasitäre Formen, die nach allem, was über ihre Entwicklung bekannt geworden ist, nicht als rückgebildet, sondern vielmehr als ein ursprünglicher Typus, d. h. also als wirkliche Mesozoen aufzufassen sind (Hartmann, Unters. über den Generationswechsel der Dicyemiden in Mém. Akad. Sc. Belg. Tome I u. a.).

Auch die Peripatusentwicklung, die sich gänzlich im Uterus des Muttertieres abspielt, wird ja bekanntlich entwicklungsgeschichtlich verwertet, um die Myriopoden und Insekten direkt von Anneliden

Figur 13.
Schematischer Längsschnitt durch einen Polypen.
m Mund, *t* Tentakel (nach R. Hertwig, Lehrbuch d. Zool.).

abzuleiten (cf. z. B. die Anlage der Mesodermstreifen und der Nephridien).

Mit Bezug auf die zitierte Praxis dürfte mindestens der Versuch eine gewisse Berechtigung für sich in Anspruch nehmen, die Frage zu diskutieren, ob die Entwicklung einer typischen Meduse



Figur 14.
Schematischer Längsschnitt durch eine Meduse.
mt(rk) Magentaschen (Radiärkanal), *m* Manubrium, *su* Subumbrella, *v* Velum, *t* Tentakel (nach R. Hertwig, Lehrbuch d. Zoologie).

aus dem Ei, wie sie bei der zweiten Generation der *Cunina proboscidea* zutage tritt, nicht geeignet ist, uns dem Verständnis der Medusenorganisation ein Stück näher zu bringen, als dies in der bekannten Weise möglich ist. Ein Blick auf die Figuren 6, 7a, 7b und 2 lehrt zunächst, daß die Daten der Entwicklungsgeschichte in diesem Falle keine Stütze für jene klassische Ableitung des Hydromeduse aus dem Hydropolypen bieten, welche von Leuckart (Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur. Gießen 1851) vorbereitet, von Allman[1]), Claus[2]), Hertwig[3]) hauptsächlich auf Grund des Vergleiches zwischen fertigen Formen fortgesetzt und erweitert wurde. Diese Autoren erblicken in der Verkürzung der Längsachse des Polypen und in der starken Entwicklung der Gallerte die Hauptmomente für die augenfälligen Veränderungen seines ursprünglichen Habitus (Fig. 13 und 14).

Diese Ableitung zwingt uns, in den verschiedenen Abschnitten des Gastrovaskularsystems (Magen, Ringkanal, Radiärkanäle) der Hydromeduse „die Reste des Hydroidmagens zu sehen, dessen Hohlraum unter dem Druck der Gallerte in den dazwischen gelegenen Partien obliterierte, die Entodermlamelle hinterlassend“ (cf. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie, 7. Aufl. S. 203).

Der Mund des Polypen wäre dem Mund der Meduse, die bei vielen Hydropolypen vorhandene peristomale Konkavität mit der Glockenhöhle, endlich der Mundkegel des Hydropolypen mit dem Manubrium zu homologisieren.

Wenn wir nun einmal zum Vergleich die Verhältnisse bei unserer *Cunina proboscidea* heranziehen — ich betone wiederholt, daß dies nur ein Versuch sein soll —, so sehen wir, daß keineswegs die Medusenglocke durch Abflachung des aboralen Abschnitts des Hydropolypen entsteht, sondern vielmehr als eine Differenzierung der Haftscheibe der letzteren. Hieraus folgt, daß das Manubrium dem Hydropolypen als solchen entsprechen würde.

Ferner wären die verschiedenen Abschnitte des Gastrovaskularsystems der Hydromeduse nicht als die Reste, sondern vielmehr als Auswüchse des Hydroidmagens zu deuten. Endlich würden die

---

[1]) G. J. Allmann, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Ray Society 1871—72.

[2]) C. Claus, Über *Halistemma tergestinum* n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der *Physophoriden*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. I, 1878.

[3]) O. u. R. Hertwig, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.

Tentakel der Hydromeduse wie überhaupt die randständigen Spezialorgane ihres Schirms kein Homologon in etwaigen ähnlichen Bildungen des Hydropolypen finden, sondern als eine Konvergenz aufzufassen sein.

Trotz der genannten Verschiedenheiten haben die beiden vorgetragenen Theorien miteinander gemeinsam, daß sie auf eine polypoide Ahnenform rekurrieren und daß sie die Entwicklung der Urcraspedoten aus dem Ei über den Hydropolypen hinweg als eine Metamorphose auffassen, bei welcher der Mund des Polypen zum Mund der Meduse wird.

Bekanntlich entsteht nun normalerweise eine Hydromeduse nie aus dem Ei, sondern stets aus einer lateralen Knospe unter Vermittlung eines Glockenkerns, dessen Wand zur Subumbrella wird, d. h. an die Stelle, wo sonst die Mundöffnung der polypoiden Knospe zum Durchbruch gelangt, kommt die Glockenöffnung zu liegen und erst sekundär tritt am Boden der Glockenhöhle die Manubriumerhebung mit der Mundöffnung auf. Das sind zweifellos sehr abgeleitete Verhältnisse, die uns die hypogenetisch entstandenen Urcraspedoten (von denen sich mindestens die Tracho-Narcomedusen ableiten dürften) und die ausschließlich metagenetisch entstehenden Glockenkernmedusen als die Endpunkte zweier verschiedener Entwicklungsreihen, die sich frühzeitig getrennt haben müssen, erscheinen lassen.

Damit hätten wir eine doppelte Fragestellung: Unter welchen Voraussetzungen war die Metamorphose Polyp-Meduse möglich? und welche Umstände gaben den Anstoß zu der Entwicklung der Glockenkernmedusen?

Die Hertwig'sche Theorie legt sich meiner Ansicht nach zu sehr auf die Sessilität der Ausgangsform (des Hydropolypen) fest und ist — um die Entwicklung der frei schwimmenden Urmeduse zu verständlichen — gezwungen, eine Reihe von Voraussetzungen zu machen, die für meine Auffassung, nach welcher der Medusenschirm ein Gebilde *sui generis* ist (hervorgegangen aus der Haftscheide des Polypen) entbehrlich sind.

Zunächst wäre zu erwägen, wie überhaupt eine Differenzierung der Haftscheibe des Polypen möglich gewesen sein könnte. Einen Fingerzeig in dieser Hinsicht hat uns Woltereck (Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. Verh. D. Z. G. 15. Vers. 1905) vor einigen Jahren an dieser Stelle gegeben, in dem er nachwies, daß sich die drei pelagischen Primärzoidtypen Narcomeduse, Ctenophore, Siphonophore zwanglos von sehr primitiven Urcoelenteraten, simplen zweischichtigen, aber bereits zwei-

polig differenzierten (in Mundpol und Haftpol) Säckchen, die er Bipolarien genannt hat, ableiten lassen. Im Anschluß daran hat Woltereck auf ungemein verführerische Beziehungsmöglichkeiten zwischen den Haftscheiben aller Polypenlarven und der Wimperplatte der Narcomedusen, Ctenophoren, eventuell auch Trochophoren, sowie den aktiven und passiven Schwimmorganen des Siphonophorenpoles (Schwimmglocke, Gasflasche, Luftflasche) hingewiesen. Woltereck betont, daß die Bedingung für diese Differenzierungen die Beibehaltung der pelagischen Lebensweise der Ausgangsform, d. h. der Bipolaria war.

Ich bitte nun einmal zu überlegen, ob sich die Entwicklung des Schirms bei den Urcraspedoten nicht unter denselben Voraussetzungen verstehen ließe.

Wenn der Schirm der Urcraspedoten tatsächlich eine den genannten aboralen Differenzierungen der Bipolarien gleichwertige Bildung darstellt, so würde — da man die Ausgangsform der sessilen Hydropolypen in sehr einfachen pelagischen Urpolypen zu suchen hat — mindestens der Umweg, den die Hertwig'sche Ableitung der hypogenetisch entstandenen Urhydromedusen von „sessilen" Hydropolypen macht, vermieden und als eine unnötige Komplikation erscheinen.

Es darf nicht vergessen werden, daß der Hertwig'schen Theorie in diesem Punkte bereits einmal von W. K. Brooks (The Life History of the Hydromedusae. A discussion of the Origin of the Medusae and the Significance of Metagenesis. Mem. Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. 3, 1886) und C. Vogt (Sur un nouveau genre de médusaire sessile, Lipkea Ruspoliana C. V. Genève. Mém. Inst. Nat. Genevois. Tome 17, 1887) widersprochen worden ist. Diese Autoren gehen von einer pelagischen medusoiden Stammform aus, deren ebenfalls ursprünglich pelagisch lebende Larven sekundär die festsitzende Lebensweise und die Fortpflanzung durch Knospung oder Teilung erworben haben. Wiewohl ich mich mit der Begründung dieser Theorie im einzelnen nicht zu befreunden vermag, scheint mir der Grundgedanke, an Stelle der sessilen eine pelagische Ausgangsform zu setzen, sehr fruchtbar zu sein. Denn dafür sprechen verschiedene Gründe:

1. Die Leichtigkeit, die Umbildung einer frei schwimmenden Coelenteraten-Urform zu einem so pelagischen Geschöpf, wie es die Meduse ist, biologisch zu verstehen, nämlich als einen Ausdruck der Steigerung der angeborenen Fähigkeit zum Schweben im Wasser und des allmählichen Übergangs zur freien Beweglichkeit. (Dazu

kommt noch, daß die pelagischen Formen, die durch eine gewisse Labilität ausgezeichnet zu sein pflegen zu einer solchen Entwicklung eher prädestiniert erscheinen als die festsitzenden.)

2. Die Möglichkeit von dem „Bedürfnis der Polypengeneration, zwecks Erhaltung und Disseminierung der Art geschlechtlich differenzierte Ausbreitungsindividuen zu erzeugen", welches nach Hertwig ein ausschlaggebendes Moment für die Entwicklung der Medusen gewesen sein soll, vollkommen absehen zu können (wenigstens was die Entstehung der Urcraspedoten anbelangt). — Im Gegenteil würde sich — bei angenommener geschlechtlicher Differenzierung der pelagischen Ausgangsform — die Entwicklung des Schirms erst recht leicht begreifen lassen, nämlich als Unterstützung des (durch die Anhäufung der Geschlechtsprodukte) nach dem oralen Pol verlegten Schwerpunktes.

Dieser Punkt gewinnt dadurch eine besondere Beweiskraft, daß wir eine Konvergenzerscheinung noch heutzutage beobachten können in der Entwicklung des primären fallschirmartigen Deckstückes bei den typischen Pneumatophoridenlarven.

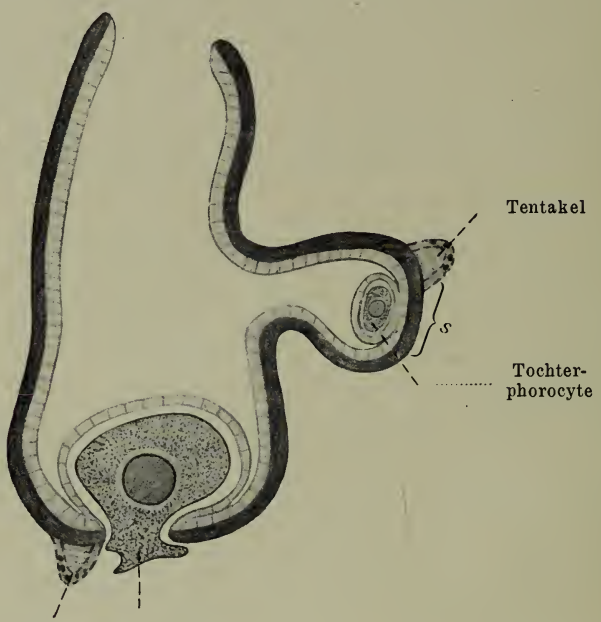
Während ich mich also in dieser Beziehung von der älteren Auffassung entferne, nähere ich mich ihr insofern wieder, als ich die phyletische Entwicklung der Glockenkernmedusen auf festsitzende Urpolypen zurückführe. Hierzu benötige ich nur die einzige Annahme, daß ein Teil der Bipolarien die pelagische Lebensweise aufgab und sich mit derselben Haftscheibe, die sich bei ihren pelagisch bleibenden Verwandten zum Schirm differenzierte, festsetzten. Die konsequente Verfolgung dieses Standpunktes führt, wie leicht ersichtlich, dazu, dem festsitzenden Urpolypen die Fähigkeit zur Metamorphose in dem angedeuteten Sinne abzusprechen. Damit hätten wir den inneren Grund dafür gefunden, warum ein neuer Modus der Medusenentwicklung geschaffen werden mußte, der auf dem Wege der Teilung oder Knospung (welche Fähigkeit auch die allereinfachsten Urpolypen gehabt haben müssen) zu den Glockenkernmedusen hinüberführt.

Man könnte nun zum mindesten erwarten, daß dieser hypothetische Modus der Glockenkernmedusen-Entwicklung an dieselbe embryonale Anlage angeknüpft hat, welche das Material zur Bildung des Schirms der hypogenetisch entstandenen Urmedusen geliefert hat.

Es darf nicht vergessen werden, hier einzuschalten, daß wir in dieser Hinsicht gewisse Vorläufer in denjenigen Forschern haben, die die Entstehung der Glockenkernmedusen auf Haft- und

Flaschenorgane uralter Polypenplanulae, d. h. also auf Umbildungen der massiven Polplatte der Urpolypen zum Zweck der Festsetzung, zurückführen.

Wiewohl ich die Schwierigkeiten, die dieser Auffassung entgegenstehen, keineswegs verkenne, möchte ich einmal von diesem Gesichtspunkt aus an der Hand meiner Präparate und unter Berücksichtigung der Ergebnisse der modernen Experimentalbiologie



Figur 15.

Längsschnitt durch eine inäqual und unvollständig geteilte *Cunina parasitica* (II) Larve. *s* künftige Durchgangsöffnung der Tochterphorocyte.

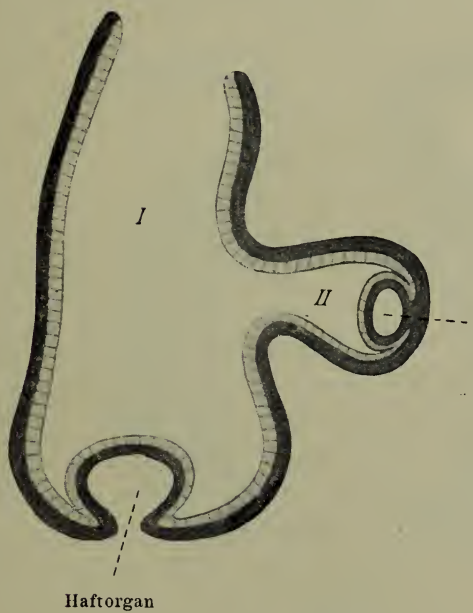
in großen Zügen skizzieren, wie ich mir den stammesgeschichtlichen Werdegang der Glockenkernknospung denke.

Ich knüpfe hier an die bei der 3. Generation der *Cunina proboscidea* zutage tretenden Verhältnisse an, da sich in deren Generationswechsel einmal der Übergang von der flottierenden zur festsitzenden Lebensweise bei der Ausgangsform vollzogen haben muß.

Das in Fig. 15 wiedergegebene Präparat zeigt einen schematischen Längsschnitt durch eine inäqual und unvollständig (längs) geteilte *Cunina parasitica*-Larve (cf. hierzu auch Tafel VII, Fig. 1—5 meiner vorjährigen Arbeit). Sehr bemerkenswert scheint

mir, daß die Larven häufig recht lange im Zustand unvollständiger Teilung verharren, wobei man verfolgen kann, daß die Öffnung des sekundären, die Phorocyte aufnehmenden Hohlraums des, bzw. (bei multipler Teilung) der Tochterindividuen entweder gleichzeitig oder doch nur kurz vor ihrer definitiven Trennung vom Muttertier durchbricht. Gelegentlich kann diese Trennung auch ganz unterbleiben, so daß „Zwillingsknospenähren" entstehen, die zwei Phorocyten aufweisen.

Nun ist der Haftapparat, wie ihn unsere Knospenähren besitzen, durch das Hinzukommen der Phorocyte zweifellos stark



Figur 16.

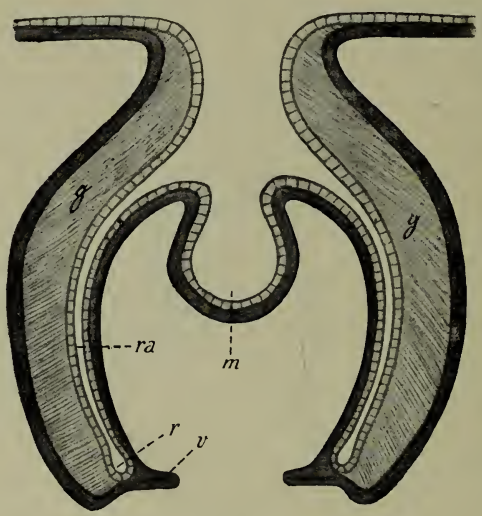
Längsschnitt durch einen (längs) inäqual und unvollständig geteilten sehr einfachen Urpolyp.

abgeändert. Der primäre Haftapparat dürfte vielmehr durch eine simple Einsenkung beider Keimblätter am aboralen Pol repräsentiert worden sein, wie sie W. K. Brooks (On the life history of Eutima, and on radial and bilateral symmetry in Hydroids. Zool. Anz., Jahrgang VII, 1884) an der Planula eines Eutimahydropolypen, Wolterecк (Zool. Jahrb., Suppl. VII) an sehr jungen Velellalarven und ich sie neuerdings (Näheres darüber wird in der ausführlichen Arbeit zu finden sein) an einer aboral proliferierenden Narcomeduse (Knospenähren vom Typus III) beobachtet haben.

Auch diese einfachsten Polypen, welche sich lediglich durch Ansaugen (durch die Einsenkung wird ein luftleerer Raum geschaffen) an einer festen Unterlage festzusetzen vermochten, müßten — wie gesagt — schon die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung durch Teilung oder Knospung besessen haben, so daß das in Fig. 16 dargestellte hypothetische Teilungsstadium eines sehr einfachen Urpolypen durchaus verständlich sein dürfte.

Fig. 16 ist lediglich eine ausgedehntere Schematisierung von Fig. 15.

Wer nun nicht weiß, wie das in Fig. 16 dargestellte Stadium zustandegekommen ist, der würde wohl versucht sein, in dem



Figur 17.
Anlage einer fast vollendeten Glockenkernmeduse.
m Magen, *ra* Radiärkanal, *r* Ringkanal, *v* Velum, *g* Gallerte (aus Korschelt-Heider, Lehrb. Vergl. Entw. Gesch.).

Tochterindividuum (II) eine typische Hydromedusenknospe mit ausgehöhltem Glockenkern zu erblicken. Und ich meine, diese immerhin auffällige Ähnlichkeit der Erscheinungen sollte jeden ernsthaften Beobachter veranlassen, zu erwägen, ob diese Ähnlichkeit eine rein zufällige ist oder ob wir hierin einen bemerkenswerten Hinweis auf den (trotz zahlreicher Bemühungen anerkannter Forscher) noch ganz im Unklaren liegenden Werdegang der Glockenkernknospen zu sehen haben.

Nehmen wir nun einmal an, daß der vorläufig noch allseitig geschlossene Haftraum des Tochterindividuums (II) in Fig. 16

tatsächlich einem ausgehöhlten Glockenkern entspricht, so wäre die nächstliegende theoretische Forderung die, daß sich die Folgeerscheinungen, die wir im Verlauf der Glockenkernknospung beobachten (die wesentlichen wären die Entwicklung des Tentakelkranzes am Schirmrand und die des Manubriums am Grund der Schirmhöhle (Fig. 17)), auch an dem aboralen Haftraum der Tochter-„Knospe“ wahrscheinlich machen lassen.

Wenn wir uns überlegen, daß wir Fig. 16 von dem in Fig. 15 abgebildeten Teilungsstadium eines sehr einfachen zweitentakligen Narcopolypen abgeleitet haben, so würde zunächst die Tatsache, daß die Tentakel der geknospten Hydromeduse nicht nur gleich lokalisiert, sondern auch gleich orientiert sind wie die des Narcopolypen, ungemein für die prinzipielle Gleichwertigkeit der Schirmöffnung der Glockenkernmeduse mit der Öffnung des Haftraums der einfachsten zweitentakligen Narcopolypen plädieren.

Bei unseren Cuninenlarven (aller Generationen!) wurden übrigens mit Beginn der Abschnürung (auch wenn diese unvollständig war) die fehlenden Tentakel sofort regeneriert, und zwar bei Mutter- und Tochterindividuen den ursprünglichen, in der Einzahl zurückbleibenden Tentakeln genau opponiert.

Somit bliebe nur die Entwicklung des Manubriums am Grund des aboralen Haftraums der Tochter-„Knospe“ zur Erklärung übrig. Ich könnte mich hier begnügen, darauf hinzuweisen, daß in der Entwicklung der Pneumatophore gewisser Siphonophoren das Manubrium am Boden der aboral angelegten Glockenhöhle gebildet wird (Woltereck l. c. 1905), möchte aber bei dem Interesse, welches diese Erscheinung beansprucht, noch ein paar Worte darüber sagen. Diese Entwicklung würde im Sinne der Experimentalbiologie als eine Heteromorphose aufzufassen sein. Solche Heteromorphosen lassen sich nun tatsächlich und ohne große Schwierigkeiten bei einer ganzen Reihe von Athekaten und Thekaphoren experimentell erzeugen.

Es wäre danach gar nicht einzusehen, warum nicht auch im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Glockenkernknospung äußere und innere Faktoren (hierher würde vielleicht das Bedürfnis des durch multiple Teilungen außerordentlich stark in Anspruch genommenen Muttertieres, die Tochtertiere zu gemeinsamer Ernährung des Stockes heranzuziehen, zu rechnen sein) zusammengewirkt haben könnten zur Bildung einer Magenöffnung auf dem Grund der sekundären „Glockenhöhle“.

Natürlich habe auch ich mir den Einwand gemacht, daß das Argument, welches ich — um meine Hypothese von der Entstehung

der Glockenkernknospung zu stützen — hier beigebracht habe, nur einen relativen Wert besitzt, zumal die Erscheinung der Heteromorphose noch viel zu wenig aufgeklärt ist. Die experimentelle Biologie hat uns bisher den inneren Grund der partiellen Umkehrbarkeit der Polarität nicht kennen gelehrt; wir haben lediglich Kenntnis genommen von den Versuchsbedingungen, unter welchen Heteromorphosen zustandekommen. Was den inneren Grund anbelangt, so sind hierüber zurzeit nur Vermutungen möglich, mehr oder weniger sinnreich, aber eben doch nur Vermutungen. Es wird Sache der Physiologen sein, hier Klarheit zu schaffen. Der Morphologe muß jedoch mit dieser tatsächlichen Erscheinung bei der Erwägung von Entwicklungsmöglichkeiten rechnen. Speziell in unserem Falle ist das theoretische Postulat der Entwicklung eines Mundkegels am aboralen Pol oder Abschnitt des Tochtertieres zum mindesten nicht unverständlicher und unbegründeter als die Erscheinung der Heteromorphose überhaupt.

Ein großer Vorzug meiner Auffassung von der Ontogenie der Glockenkernmedusen scheint mir zu sein, daß wir von der durch nichts begründeten Hilfsannahme, daß während der Glockenkernknospung eine zeitliche Verschiebung in der Anlage der einzelnen Stücke (Glocke mit ihren randständigen Spezialorganen, Manubrium) stattgefunden habe, absehen können.

Ferner findet die eigentümliche Erscheinung des Generationswechsels in der Reihenfolge Polyp—(laterale!)Meduse in unserer Auffassung, nach welcher die Glockenhöhle den aboralen Haftraum des Polypen rekapituliert, eine vollkommen ausreichende entwicklungsgeschichtliche Begründung.

Ich sprach soeben von der Entwicklung der Glockenkernmedusen als von einer Rekapitulation des aboralen Haftraums der einfachsten festsitzenden Urpolypen.

Diese könnte auf verschiedene Weise zustandekommen; einmal — durch partielle Teilung der Oberfläche; zweitens — durch physiologische Verdoppelung der Organe (Haftapparat).

Ich persönlich neige zu der letzteren Auffassung; um so mehr, als wir eine Parallelerscheinung bei den mehrfach erwähnten Pneumatophoridenlarven in der Vervielfältigung der Pneumatophoren[1]) gelegentlich beobachten können. Der Vergleich vervielfältigter Haftapparate bei sehr einfachen festsitzenden Urpolypen

[1]) Woltereck (1905): Bemerkungen zur Antogenie und Ableitung des Siphonophorenstockes. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 82, p. 611 ff.

mit Doppel- und Vierfachbildungen der Pneumatophoridenlarven, der an sich schon physiologisch begründet ist, erscheint um so berechtigter, als die genannte Vervielfältigung von Organen in beiden Fällen anknüpft an die Schädigung bzw. Unterdrückung primärer Anlagen, hier des Schirms (*C. parasitica*), da des fallschirmartigen larvalen Deckstücks (Pneumatophoriden).

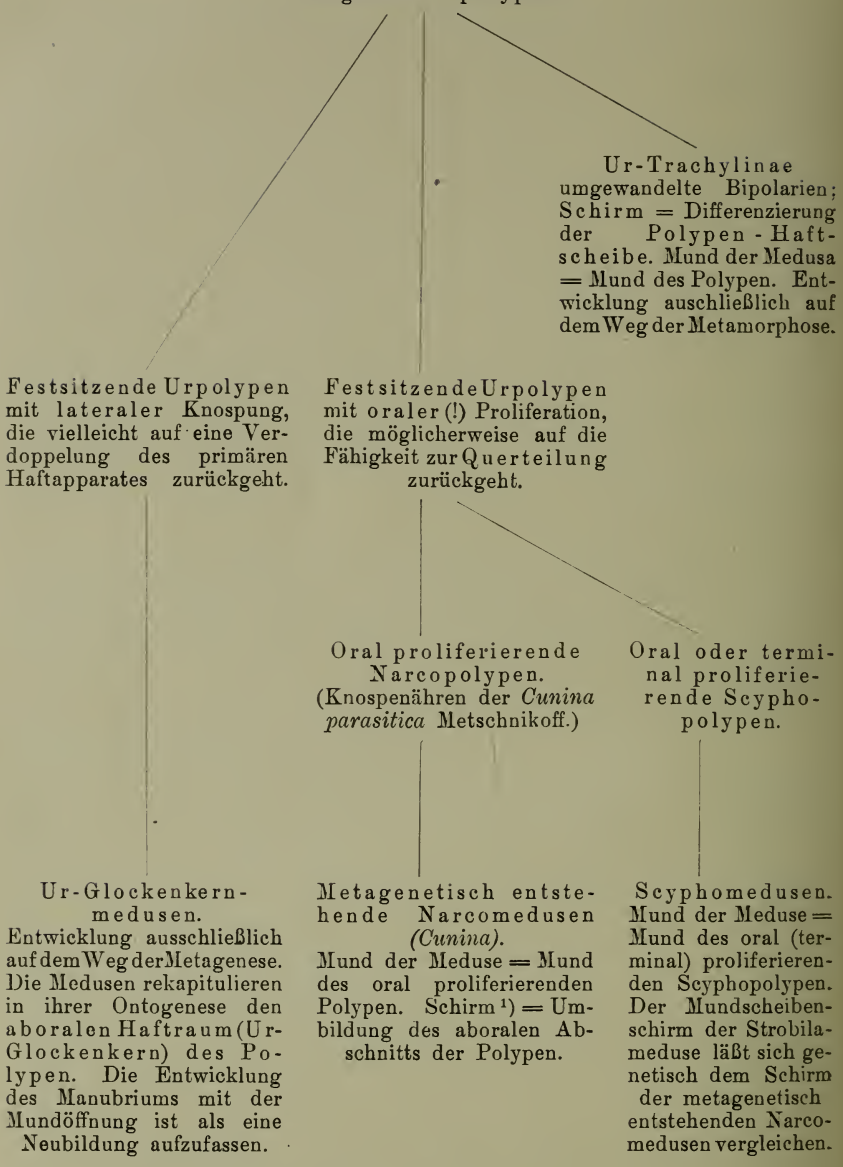
Fassen wir die gewonnenen Ergebnisse unserer Überlegungen über die Phylogenie der Hydromedusen zusammen, so müssen wir nochmals auf die Ausgangsform, den pelagischen Urpolypen, zurückgreifen. Von diesem haben wir die aus dem Ei entstehenden hypogenetischen Ur-Trachylinae, deren Entwicklung durch die Homologien Mund des Polypen = Mund der Meduse, Schirm der Meduse = Differenzierung der Haftscheibe des Polypen charakterisiert ist, abgeleitet. (Die geknospten Cuninen gehören, wie das Studium der Cuninenknospung mir gezeigt hat, nicht in diese Kategorie der Urcraspedoten.)

Von den pelagischen Urpolypen haben wir ferner die festsitzenden Polypen und von diesen wiederum die Glockenkernmedusen, in deren Ontogenie der aborale Haftraum, eine Umbildung der Haftscheibe des Polypen als Glockenkern bzw. Glockenhöhle rekapituliert wird, abgeleitet.

Von den festsitzenden Urpolypen führt auch ein Weg zu den Cuninen-Knospenähren hinüber, und die eigentümlichen Knospungsverhältnisse der Cuninen, die erst neuerdings richtig erkannt worden sind, weisen uns endlich einen Weg zu den Acraspedoten, der von der Wissenschaft schon lange gesucht wird (vgl. L. Agassiz, Contributions to the natural history of the U. S. A. Boston III. 1860, IV. 1862; ferner E. Häckel, Familie der Rüsselquallen, Jen. Zeit. Med. Naturw. Bd II S. 296/297, dort weitere Literaturnachweise).

Danach würde sich, indem wir hier die Ergebnisse des zweiten Teils unseres Vortrags der Vollständigkeit halber vorausnehmen, die Stammesgeschichte der Medusen graphisch wie folgt darstellen lassen (siehe S. 302).

Was die Frage nach der Natur oder Entstehung der Gonophoren anbelangt, so haben mich weder die Hypothese Weismann's (Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich als Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena 1883) noch die Goette's (Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 87. 1907) in allen Punkten überzeugt und ich schließe mich ganz der Auffassung Hadži's (Bemerkungen zur



[1]) Was die Auffassung des Schirms der geknospten Narcomedusen (cf. CHUN's Schemata im Bronn. Coelenterata) anlangt, so bin ich ganz der Meinung WOLTERECK's (l. c. 1905 S. 109), daß nämlich ihr Schirm mit dem der Glockenkernmedusen und der Ur-Trachylinae) genetisch absolut nichts zu tun hat. „Die auftretenden Ähnlichkeiten sind durch gleiche Bedürfnisse und Konvergenz eher erklärbar, als es eine so grundverschiedene Genese morphologisch (?) gleichwertiger Schirme — trotz gleicher Bedürfnisse verschieden — sein würde."

Ontogenie und Phylogenie der Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. 35. 1910) an, daß „es nämlich noch zu früh ist, eine allgemeine Lösung der Frage nach der Natur aller Keimträger zu versuchen, da wir noch immer zu wenig Formen genau genug kennen. Es muß von vornherein als einseitig bezeichnet werden, gerade, so alle Keimträger als regressiv (mit Hinsicht auf die Meduse. Weismann), als anderseits alle Keimträger als progressiv (wie es z. T. Goette getan hat) zu proklamieren. Meiner Meinung nach geht es noch viel eher an, beliebige Formen als regressiv anzusehen (*Tubularia, Pennaria*) als progressiv; Zeichen der Rückbildung sind verhältnismäßig unschwer zu erkennen. — Deshalb brauchen aber natürlich nicht alle sessilen Keimträger rückgebildete Medusen zu sein. — Wenn man schon in bezug auf die weiter differenzierten Keimträger bei ihrer Deutung, ob progressiv oder regressiv, vorsichtig sein muß, so gilt dies noch in verstärktem Maße bei Beurteilung der einfach gebauten Keimträger. Müssen denn diese entweder progressiv oder regressiv sein? Können sie denn nicht indifferent sein, Bildungen eigener Art? Müssen es überhaupt eigene Individuen sein, den Hydranthen gleich? (Eudendrium-Gonophoren).“

In derselben Untersuchung stellt Hadži den Satz auf, daß „die Hydromeduse wohl direkt vom Hydranthen des Hydropolypen ableitbar ist“ und stützt sich dabei auf seine Beobachtungen an Hydranthenknospen gewisser Thecaphoren.

Bei diesen fand Hadži, daß die Anlage des Tentakelkranzes vor dem Auftreten der Proboscis zuerst als ein solider kontinuierlicher Ring um das Peristomfeld herumgebildet wird. Die Tentakel (sehr zahlreich) sind später gegen das Peristomzentrum geneigt und bilden eng aneinanderschließend ein Dach (außen vom Periderm überzogen, das noch früher vom Peristomektoderm ausgeschieden wurde), nach innen aber eine Höhle (der Subumbrellarhöhle entsprechend) schließend. Erst später tritt die Proboscis auf, wie bei den Medusen das Manubrium verspätet aufzutreten pflegt. Bei anderen Thecaphoren findet sich sogar zwischen den Basalteilen der Tentakel eine Ektodermduplikatur (nach der Art einer Schwimmhaut), die einer Umbrellaranlage entspricht; sie wird dann durchzogen von Radiärkanälen (Ausstülpungen des Zentralmagens). Bei einer isoliert stehenden Thecaphorengruppe, den Bonnevielliden, existiert sogar ein Velum.

Soweit sich das überhaupt aus der vorläufigen Mitteilung erkennen ließ, handelt es sich im vorliegenden Falle um sehr abgeleitete Übergangsformen, in welchen ich mit Steche (Hydra und die Hy-

droiden zugleich eine Einführung in die experimentelle Behandlung biologischer Probleme an niederen Tieren. Leipzig 1911) Stammformen von Medusen nicht zu erblicken vermag.

II. Gibt es genetische Beziehungen zwischen Narcomedusen und Acraspedoten?

Nachdem es gelungen war, ein Merkmal zu finden, welches die Larven der *Cunina parasitica* I und II scharf auseinander zu halten gestattet, wir erinnern uns, daß dieses Merkmal in der verschiedenen Inseration der unteren Wand der Gastralhöhle an der Larvenwand gegeben war, lag es nahe, einmal die embryonale Entwicklung der zweiten und dritten Generation der *Cunina proboscidea* im einzelnen zu vergleichen, um hierdurch womöglich zu klarem morphologischen Verständnis der Knospenähren zu gelangen.

Diesen Vergleich habe ich ebenfalls in der angekündigten Publikation streng durchgeführt und hebe daher hier nur die Schlußfolgerungen, zu welchen ich gelangte, hervor.

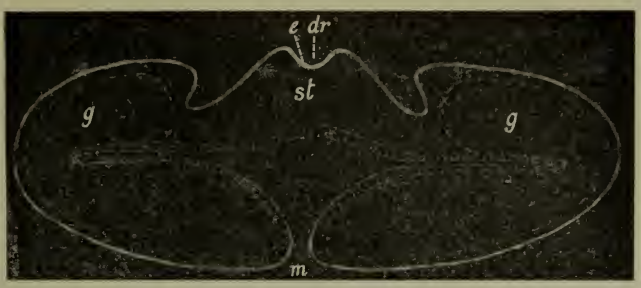
Zunächst stellte sich heraus, daß eine auffällige Beziehungsmöglichkeit zwischen der bereits besprochenen drüsigen Einsenkung am Scheitel der aboralen Ektodermwucherung unserer *Cunina proboscidea*-Larven der zweiten Generation und dem die Phorocyte bergenden Hohlraum der *Cunina parasitica*-Larven bzw. Knospenähren besteht. (cf. die Fig. 18—21.) Wenn diese richtig ist, würden sich also die letzteren, die in der Literatur als knospende Polypen figurieren, an dem Wirtstier (Geryonia) mit dem aboralen Pol festsetzen, was an sich schon wahrscheinlich ist.

Merkwürdigerweise gehen die Meinungen der Autoren über diesen Punkt weit auseinander.

Bis in die neueste Zeit hinein ist der Durchgangsschlitz der Phorocytenpseudopodien als Blastoporus angesehen worden, dementsprechend die kappenförmigen, zweischichtigen Entwicklungsstadien der *Cunina parasitica*, die der Phorocyte wie die Schale der Schnecke aufsitzen (Woltereck 1905, l. c. S. 110), als *Gastrulae* (Fig. 8); mit anderen Worten: man hat die Knospenähren der *Cunina parasitica* als oral(!) festsitzende, aboral proliferierende Polypen aufgefaßt, wiewohl dies allen Erfahrungen der Entwicklungsgeschichte widerspricht und der die Phorocyte umschließende Hohlraum nicht einmal die Gastralhöhle repräsentiert[1]). Diese ent-

[1]) Hierauf hat Metschnikoff zuerst aufmerksam gemacht (1881, Vergleichende embryolog. Studien. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 36, p. 441): „Unter solchen Verhältnissen bleibt es unmöglich, den oft verzweigten Durchgangsschlitz der

steht vielmehr sehr verspätet als Spaltraum im Entoderm der Larve. Ich habe in der angekündigten Arbeit vorgeschlagen, diese

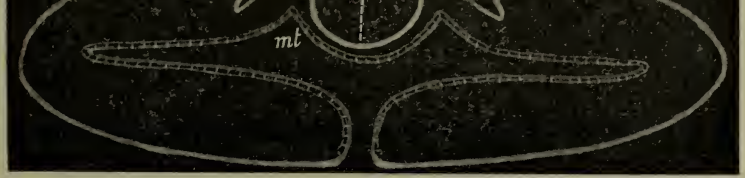


Figur 18.

Larve der 2. Generation der *C. proboscidea*.

st aborale Ektodermwucherung mit distal drüsig differenziertem eingesenkten Epithel (*dr*). *e* chitinige Lamelle, welche die Drüse abgrenzt, *g* Geschlechtsanlagen, *m* Mund der Larve.

Entwicklungsstadien als cänogenetisch (durch Aufnahme der Phorocyte) veränderte *Delaminationsgastrulae*, denen ein Blastoporus



Figur 19.

Hypothetisches Entwicklungsstadium der 2. Generation der *C. proboscidea* mit erweitertem aboralen Haftraum (*dr*), der durch die Lamelle (*e*) bezeichnet wird. Der Haftraum beeinflußt durch seine Größe den Gastralraum der Larve zur Bildung einer ringförmigen Verstülpung in die Ektodermwucherung (1. Anlage der Magentaschen *mt*).

vorläufig noch fehlt, aufzufassen. Bald nach der Entwicklung der Gastralhöhle bricht die Mundöffnung der ersten Knospe durch. Da

---

Phorocyten-Pseudopodien für ein Homologen des Blastoporus zu halten, zumal unsere Larve keine Gastralhöhe enthält, sondern mit der kolossalen Bewegungszelle ausgefüllt bleibt."

METSCHNIKOFF ist nun freilich diesem Gedankengange nicht treu geblieben, indem er den knospentragenden Abschnitt der *Cunina parasitica*-Knospenähren dem proliferierenden Stoto der *Cunina rhododactyla*-Larven (cf. METSCHNIKOFF, Studien üb. d. Entwicklung von Medusen und Siphonophoren. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 24, 1874) verglichen hat. Tatsächlich entwickeln die *Cunina parasitica*-Larven gar keinen Stolo prolifer. Ihre Knospenähren entstehen vielmehr auf die Weise, daß sich der Larvenkörper in die Länge streckt und sich weiterhin auf seiner ganzen Oberfläche mit Knospen bedeckt.

es sich um die erste Öffnung der Gastralhöhle unserer Larve handelt, muß sie dem Blastoporus verglichen werden. Wenn das richtig ist, muß man also — entgegen der üblichen Anschauung

Figur 20.

Larve der *C. parasitica I*, d. i. der 3. Generation der *C. proboscidea*.
gastr Gastralraum mit der 1. Öffnung *m*, *m* Mund der Larve = Mund der Terminalmeduse der künftigen Knospenähre, *Phor* Phorocyte.

in dem die Phorocyte bergenden Abschnitt der Larve den aboralen sehen.

Ob ich mich mit meinem Gedankengange auf dem richtigen Wege befinde, mag der Vergleich einer älteren Larve der zweiten

Figur 21.

Larve der *C. parasitica II.*
Bezeichnungen derselben wie in Fig. 20.

Generation mit einer der dritten Generation der *Cunina proboscidea* entscheiden (cf. die Fig. 18—21).

Dieser lehrt uns zunächst, daß die parasitäre Verkümmerung der *Cunina parasitica* I verhältnismäßig unbedeutend ist, denn wir finden fast alle anatomischen Merkmale der mütterlichen Generation wieder, mit Ausnahme der Genitalien natürlich und der

Lokomotionsapparate, wie des Schirms und des Velums, endlich der Sinnesorgane. Dagegen können wir den Wechsel larvaler und definitiver Tentakel auch bei dieser Generation konstatieren. Im übrigen ergibt sich eine ganze Reihe Vergleichspunkte:

Zunächst die ungemein verführerische Beziehungsmöglichkeit zwischen der apikalen Drüse der *Cunina proboscidea*-Larve der zweiten Generation und dem die Phorocyte aufnehmenden Hohlraum der *Cunina parasitica*-Larve;

ferner die übereinstimmende Lage der Genitalien der zweiten Generation und der in propagativer Beziehung nicht minder bedeutungsvollen knospentragenden Partie der *Cunina parasitica*-Knospenähren;

endlich die prinzipiell wichtige Homologie zwischen der Mundöffnung der *Cunina proboscidea*-Larve der zweiten Generation und der ersten Öffnung des Gastralraumes der *Cunina parasitica*-Larve.

Von hervorragendem Interesse ist diese Homologie insofern, als der Urmund der *Cunina parasitica*-Larve gleichzeitig der Mund der ersten oral(!) geknospten Meduse ist. Denn diese Feststellung enthält die Beziehungsmöglichkeiten zwischen den oral proliferierenden Narcomedusenähren und den gleichfalls oral oder terminal proliferierenden Scyphistomen.

Da nun die 2^{te} bis n^{te} Knospe der Knospenähren nur in bezug auf das schlauchartig verlängerte Primärzoid Lateral- oder Sekundärzoide sind (wie die Ontogenese beweist), nicht aber — wie es die ältere Auffassung wahrscheinlich machte — vom sogenannten Aboralstolo seitlich geknospt werden, gelangen wir durch konsequente Verfolgung unseres bekannten Standpunktes dazu, in der lateralen Knospung der Tochtermedusen von den Knospenähren und andererseits in der lateralen Knospung der Tochterscyphistomen vom Mutterpolyp (*Scyphistoma*), welche zuerst von M. Sars (Über die Entwicklung der *Medusa aurita* und *Cyanea capillata*. Arch. f. Nat. Gesch. 7. Bd., 1841) beobachtet worden ist (cf. Fig. 22, 23), eine gleichartige Erscheinung zu sehen. Die Sekundärzoide der Knospenähren wie auch das Primärzoid mit seiner terminalen Medusenknospe würden denjenigen Scyphopolypen

Figur 22.
Ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Scyphistoma* durch laterale Knospung (nach M. Sars).

entsprechen, die nur einscheibige Strobilae zur Ausbildung bringen (wie dies z. B. die Scyphistomen der *Aurelia aurita* unter ungünstigen biologischen Verhältnissen zu tun pflegen; Schneider, Zur Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6, 1870; Häckel, Metagenesis und Hypogenesis der *Aurelia aurita*. Jena 1881).

Ein Unterschied ist insofern vorhanden, als bei unseren Knospenähren der basale Rest der Knospe, der nach ihrer Ablösung durch Querfurchung zurückbleibt (analog dem Vorgang bei der Aurelia), höchstwahrscheinlich den oralen Abschnitt nicht regeneriert[1]), um später den Prozeß der Strobilation aufs neue durchzumachen.

Figur 23.
Ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Scyphistoma* durch Stolonabildung (nach M. Sars).

Andernfalls wäre das von mir neuerdings mit Sicherheit festgestellte Auftreten von Ersatz- oder Reserveknospen im höchsten Grade unverständlich. Vielleicht illustriert aber gerade diese Erscheinung einen Übergang von der monodisken Strobila, die schon a priori als ursprünglichste Form ungeschlechtlicher Vermehrung durch terminale Knospung erscheint, zur polydisken Strobila.

Deren Auftreten wie auch die Bildung der Ersatzknospen bei den im Commensalen-Verhältnis[2]) zu den Wirtstieren stehenden

[1]) Die Regeneration scheint sich auf eine Art Vernarbung der Trennungsstelle zu beschränken.

[2]) Der Beweis für diese Behauptung findet sich in meiner mehrfach zitierten Arbeit von 1911 (S. 206—209), sowie ausführlicher in dem, das Problem der Infektion der Wirtstiere mit den *Cunina parasitica*-Keimen

Knospenähren kann jedenfalls leicht auf ein und dieselbe Weise erklärt werden; nämlich durch das Bedürfnis, günstige biologische Verhältnisse besser ausnützen zu können, zwecks Vermehrung der Zahl der sich geschlechtlich differenzierenden Ausbreitungsindividuen.

Herr Prof. Hartmann (Berlin):

Blastosporidium schooi, ein neues menschenpathogenes Protozoon.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Demonstrationen.

Herr Prof. Spengel (Gießen) und Herr Dr. Baltzer (Würzburg) demonstrierten Präparate zu ihren Vorträgen, Herr Prof. Roux (Halle) die Selbstkopulation von Tropfen, Herr Prof. Heider (Innsbruck) Modelle zur Echinodermen-Metamorphose und Herr Prof. Schuberg (Berlin-Lichterfelde) Stereogramme. Von Herrn Prof. F. E. Schulze (Berlin) waren zwei Tableaux mit Photostereogrammen und ein Gestell zum Demonstrieren von Stereogrammen ausgestellt.

Fünfte Sitzung

Donnerstag, den 30. Mai, 9—1 Uhr.

Nach dem Bericht der Rechnungsrevisoren wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

Vorträge.

Herr Prof. J. W. Spengel (Gießen):

Über den Hautmuskelschlauch gewisser Thalassema-Arten und seine Bedeutung für die Systematik dieser Tiere.

Die Systematik der Echiurideen oder armaten (chätiferen) Gephyreen befindet sich zurzeit auf einem Standpunkt, dessen provisorische Natur nicht zu verkennen ist. Man hat die Gruppe, der

---

behandelnden Abschnitt der angekündigten Publikation. — F. E. Schulze, Über die *Cuninen*-Knospenähren im Magen von *Geryonien*. Mitt. Nat. Ver. Graz, 1875; vgl. auch B. Uljanin, Über die Herkunft der im *Geryonia*-Magen knospenden *Cuninen*. Mitt. Ges. Naturw. Moskau, Bd. 24. (Russisch) 1876. — A. A. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der *Hydroiden*. Prot. Kais. Ges. Naturw. Moskau, Bd. 50. (Russisch) 1887.

unzweifelhaft ein höherer Wert als nur der einer Familie zukommt — Grobben betrachtet sie als eine Klasse neben Archianneliden, Chätopoden, Hirudineen und Sipunculoiden —, bisher nur in Gattungen eingeteilt, und zwar in die wenigen Gattungen *Echiurus, Bonellia, Hamingia,* und der ganze übrige Rest bildet die Gattung *Thalassema.* Durch neuere Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß in der Gattung *Echiurus* nicht nur sehr verschieden gebaute Tiere vereinigt sind, sondern sogar Formen, die in Kardinalpunkten von allen übrigen Echiurideen abweichen und deshalb als Gattung *Urechis* davon abgetrennt worden sind. Andrerseits haben sich Beziehungen zwischen *Bonellia* und *Hamingia* ergeben, die dazu geführt haben, die beiden Gattungen in einer Familie der *Bonelliidae* zu vereinigen. Ganz unberührt ist die Gattung *Thalassema* geblieben, obwohl die Zahl ihrer Arten inzwischen auf etwa 40 gestiegen ist. In ihrer Erkenntnis hat den ersten Fortschritt Lampert durch den Nachweis gebracht, daß es darunter Arten mit ununterbrochen zusammenhängender Längsmuskelschicht gibt und andere, deren Längsmuskulatur in Bündel gesondert ist. Shipley u. a. haben diesen Gedanken verfolgt und unter den letzteren nach der Zahl der Muskelbündel unterschieden. Shipley hat uns eine synoptische Übersicht gegeben, in der außer diesem Merkmal nur noch die von 1 bis 3 wechselnde Zahl der Nephridienpaare berücksichtigt worden ist. Auf den Gedanken, auch andere Merkmale als diese beiden für die Kennzeichnung der *Thalassema*-Arten zu verwenden, ist weder er noch einer seiner Nachfolger gekommen; höchstens finden solche in der Artbeschreibung Erwähnung. Die Sache wurde auch dadurch nicht wesentlich anders, daß einerseits Sluiter, andererseits v. Drasche eine Art, die sie beide für identisch hielten mit einem 1838 von F. S. Leuckart u. Rüppell beschriebenen *Ochetostoma erythrogrammon,* dessen Zugehörigkeit zu *Thalassema* 1852 Max Müller erkannt hatte, in bezug auf den Bau der Hautmuskulatur untersuchten und dabei zu sehr verschiedenen Resultaten kamen. Nichtsdestoweniger fuhr man fort, nur die Muskelbündel und die Nephridien zu zählen und alle Thalassemen für die gleiche Art zu erklären, die in diesen beiden Beziehungen untereinander übereinstimmten, wobei man noch zu der Ansicht kam, daß die erstere Zahl in gewissen Grenzen variabel zu sein scheine. Welchen Wert das Resultat dieser Bestimmungen haben mußte, kann man sich denken.

Als ich nun vor kurzem an die Aufgabe herantrat, die Echiurideen und im besondern die Gattung *Thalassema* einer

Revision zu unterwerfen, mußte ich, da die meisten der vorliegenden Beschreibungen sich auf eines oder wenige konservierte Exemplare von vorzugsweise den tropischen Meeren angehörigen Arten stützen, es mir zunächst angelegen sein lassen, wenn irgend möglich alle diese oder wenigstens authentische Vertreter jeder Art zu beschaffen, und ich freue mich, sagen zu können, daß mir das für die zuerst in Angriff genommene Gruppe lückenlos gelungen ist.

Aus verschiedenen Gründen schien es mir geraten, mit einer Gruppe von Arten anzufangen, die sich in groben Zügen folgendermaßen charakterisieren lassen:

1. gesonderte Längsmuskelbündel;
2. 3 Paar Nephridien.

Letzteres Merkmal konnte ich durch den Zusatz ergänzen: deren Nephrostome mit sogenannten Spiraltuben ausgestattet, d. h. in zwei schraubenförmig aufgewundene Zipfel ausgezogen sind; denn bei allen Arten von *Thalassema,* die drei Paare von Nephridien besitzen, verhalten sich die Nephrostome ausnahmslos so, eine Tatsache, die immerhin von anfang an dafür zu sprechen schien, daß wir es darin mit einer natürlichen Gruppe zu tun haben.

Wenn ich nun gleich auf einige Resultate der vorgenommenen Untersuchung eingehe, so kann ich in diesem Sinne weiter hinzufügen, daß die für einzelne Arten von Lampert gemachte Beobachtung, daß das vorderste der drei Nephridienpaare vor den Bauchborsten gelegen ist und ausmündet, ebenfalls für sie alle ohne Ausnahme gültig ist. Und das gleiche gilt von der Tatsache, daß bei ihnen allen der Muskel, der bei *Echiurus, Bonellia, Hamingia* und vielen *Thalassema*-Arten quer von der Basis einer Bauchborste zur anderen zieht, der sogenannte Interbasalmuskel, bei ihnen allen fehlt. Diese Erfahrung habe ich durch Vergleichung anderer Arten dahin erweitern können, daß bei allen *Thalassema*-Arten, die mehr als zwei Paare von Nephridien besitzen — was außer denen mit drei Paaren bis jetzt nur von *Th. elegans* Ikeda mit sieben Paaren gilt —, das vorderste sich vor den Bauchborsten findet und daß dann auch stets der Interbasalmuskel fehlt. Als weiteres übereinstimmendes Merkmal kann ich hinzufügen, daß alle diese Arten Analschläuche besitzen, deren Trichter — die man bisher bei einigen von ihnen vergebens gesucht hatte, die man ihnen jedoch irrtümlicherweise abgesprochen hat — der Wand ohne Vermittlung eines stielartigen Fortsatzes aufsitzen.

Trotz der Übereinstimmung in diesen Punkten, zu denen, wie wir sehen werden, noch andere kommen, ist die Zusammengehörig-

keit der durch sie gekennzeichneten Arten nicht so groß, wie man denken sollte. Denn nur die Vereinigung dieser Merkmale, die jedes für sich auch anderen Gruppen zukommen — abgesehen natürlich von den mit der Existenz von drei Nephridienpaaren kombinierten Erscheinungen — ist charakteristisch für die Gruppe.

Tatsächlich finden sich neben diesen Übereinstimmungen solche Unterschiede in anderen Merkmalen, daß es unmöglich erscheint, alle diese Tiere so nahe zusammenzustellen, wie man es bisher für richtig gehalten hat. Und das sind nicht einmal Dinge, die man bisher übersehen, sondern denen man nur nicht die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt und die man daher nicht so gründlich untersucht hat, wie es wünschenswert ist. Es handelt sich eben um die aus Sluiter's und v. Drasche's Arbeiten sich ergebenden Unterschiede im Bau des Hautmuskelschlauches. Was davon in Frage kommt, kann alles festgestellt werden durch Untersuchung der Tiere, die als *Th. erythrogrammon* beschrieben worden sind.

1. Rüppell selber hatte seine Tiere im Roten Meere gesammelt; ein Originalexemplar — allerdings in kläglichem Zustande — befindet sich noch im Senckenbergischen Museum in Frankfurt und ist mir freundlichst zur Verfügung gestellt worden.

2. Lampert hat 1883, ebenfalls aus dem Roten Meere, von Klunzinger gesammelte und von diesem selbst für *Th. erythrogrammon* angesehene Exemplare als *Th. caudex* beschrieben, sie aber später selbst als die genannte Art erkannt.

3. v. Drasche hat 1881 Exemplare aus dem Wiener Hofmuseum von Bourbon beschrieben und die erste Schilderung des Hautbaues gegeben.

4. Sluiter hat 1883 Tiere von der Nordküste der Insel Billiton (im Norden der Java-See zwischen Sumatra und Borneo) beschrieben und seinerseits eine zu ganz abweichenden Resultaten führende Schilderung des Hautmuskelschlauches geliefert.

5. 1889 hat Shipley von Willey an der Küste der Chinastraße (zwischen Neuguinea und dem Louisiaden-Archipel) gesammelte Exemplare aufgeführt.

6. Ch. B. Wilson hat 1900 ein Exemplar von den Bahamas beschrieben, mit dem ein mir vorliegendes von Florida identisch sein dürfte.

7. Endlich hat Shipley 1902 unter den von Gardiner an der Küste der Maldiven gesammelten Gephyreen zwei Exemplare beschrieben.

Alle diese Tiere sind als *Th. erythrogrammon* bestimmt worden. Ich habe sie sämtlich in Händen gehabt. Vorweg will ich bemerken, daß sich außer dem Typus und den vom gleichen Fundorte stammenden Klunzinger'schen Exemplaren nur die des Wiener Hofmuseums wirklich als *Th. erythrogrammon* Leuck. et Rüpp. herausgestellt haben. Nahe verwandt, aber verschieden davon sind die Willey'schen Stücke sowie andere, die Shipley 1898 von der Insel Rotuma im stillen Ozean als *Th. caudex* Lampert, also als eine sicher gleich *Th. erythrogrammon* festgestellte Art bestimmt hat. Erheblich abweichend sind die Stücke von den Maldiven, weitaus die größten unter allen bis jetzt bekannten Thalassemen, von allen aber verschieden, jedoch untereinander nahe verwandt Sluiter's Tiere von Billiton und Wilson's von den Bahamas. Es sind also im ganzen sechs verschiedene Tiere.

Es ist keineswegs meine Absicht, Ihnen das heute darzulegen und zu beweisen. Vielmehr soll nur der Hautmuskelschlauch zum Gegenstande einer kurzen, die Hauptpunkte hervorhebenden Besprechung gemacht werden.

Von den Verhältnissen, die hier in Betracht kommen, können wir uns am besten eine Vorstellung bilden, wenn wir von einer Form wie *Th. neptuni* ausgehen, die als die älteste beschriebene Art den Typus der Gattung *Thalassema* darstellt. Hier besteht die Muskulatur gerade wie bei *Echiurus* aus drei Schichten, einer äußeren Ring-, einer mittleren Längs- und einer inneren sogenannten Schräg- oder Diagonalfaserschicht. Die letztere kann kurz dahin charakterisiert werden, daß ihre Fasern vom Bauch schräge an den Seiten nach dem Rücken laufen und sich dabei sowohl auf dem Bauch wie auf dem Rücken überschneiden, in dem sie etwas über die Mittellinie hinausgehen. Keine dieser Schichten ist in Bündel gesondert.

Bei gewissen anderen Arten, zu denen z. B. *Th. mellita* Conn gehört, eine in ihrem äußeren Habitus dem *Th. neptuni* sehr ähnliche amerikanisch-atlantische Art, kommt eine Ausbildung von acht Bündeln der Längsfaserschicht dadurch zustande, daß diese in Gebieten von acht Längsstreifen dicker als auf den dazwischen gelegenen Strecken sind.

Das gleiche gilt im wesentlichen von allen übrigen Arten, die Längsmuskelbündel haben. Sie alle besitzen eine ununterbrochene Schicht solcher Fasern, aber von regelmäßig abwechselnd starker und geringer Mächtigkeit. In dieser Hinsicht bestehen jedoch Unterschiede. Bei dem vermeintlichen *Th. erythrogrammon* Sluiter's

von Billiton und ebenso bei dem von Florida-Bahamas gehen die bündelartig verdickten Teile gerade wie bei *Th. mellita* ganz allmählich nach den Seiten in die dünn gebliebene Muskelschicht über. Bei dem typischen *Th. erythrogrammon* und ebenso bei den von Shipley beschriebenen von der Chinastraße und von den Maldiven sowie bei ein paar anderen heute nicht zu behandelnden Arten schließt sich ein sehr mächtiges Bündel unvermittelt an die zudem ganz besonders dünne Längsmuskelschicht der Zwischenräume an, der Intervalle, wie ich sie nennen will, um einen bequemen Kunstausdruck dafür zu haben. Die Bündel sind sogar gegen die Leibeshöhle breiter als an ihrer Außenseite, wo sie die ganz gleichmäßig dicke Ringmuskelschicht berühren, so daß es auf dem Querschnitt aussieht, als ob sie seitlich über die Intervalle überquöllen.

Mit diesen Verschiedenheiten in der Ausbildung der Längsmuskelschicht gehen nun solche in der Diagonalfaserschicht Hand in Hand. Bei den Formen von Sluiter und Wilson verhält sich diese genau so wie bei *Th. mellita* und wesentlich ebenso wie bei *Th. neptuni*, *Echiurus* und irgendeiner andern Echiuridee, die keine Längsmuskelbündel aufweisen: d. h. sie liegt immer der Innenfläche der Längsmuskelschicht unmittelbar an, sowohl da, wo diese zu Bündeln verdickt ist, wie auf den Zwischenstrecken.

Ganz abweichend verhält sie sich dagegen bei *Th. erythrogrammon* und der sich daran anschließenden Artengruppe. An den Rändern der Längsmuskelbündel, wo diese plötzlich gegen die dünne Längsmuskulatur der Intervalle abfallen, gehen die Fasern der Diagonalmuskelschicht in gleichem Niveau über die Intervalle hinweg. Dazu aber kommt eine andere erhebliche Abweichung von allen übrigen Arten. Während bei diesen ausnahmslos die Diagonalfasern eine ununterbrochene Schicht bilden, sondern sie sich bei *Th. erythrogrammon* in Bündel, und zwar nur im Bereiche der Intervalle, während sie auf der Innenseite der Längsmuskelbündel eine geschlossene Schicht bilden. Einiges davon haben v. Drasche und W. Fischer, der eine der verwandten Arten untersucht hat, gesehen und beschrieben, aber bis zu einer genauen Erkenntnis der Verhältnisse sind sie doch nicht vorgedrungen.

Der Hauptpunkt, der zu entscheiden war, gilt der Frage, wie die Überbrückung der Intervalle durch die Diagonalfaserbündel geschieht. Sind sie über diese frei hinweggespannt, von einem Längsmuskelbündel zum andern, also etwa wie eine Brücke, die von einem Flußufer zum andern führt? Nach den Beschreibungen, die v. Drasche und Fischer geliefert haben, kann man darauf keine

Antwort geben, obwohl ersterer eine Flächenansicht abgebildet und richtig beschrieben hat, die zwischen je zwei Längs- und je zwei Diagonalmuskelbündeln ein Loch zeigt, das also nach seinen Beziehungen zur Muskulatur ein ähnliches Verhalten aufweist wie die gestern behandelten Stomata der Sipunculiden, die in die Integumentalkanäle führen. Und in der Tat sind auch diese Löcher Öffnungen, durch die das Cölom in die Muskulatur eindringt, allerdings nur in diese, nicht in das Corium hinein, nämlich nur bis an die dünne Längsmuskelschicht der Intervalle hinan. Ich schlage vor, sie ebenfalls Stomata zu nennen.

Was trennt nun die in einer Reihe hintereinander gelegenen Stomata voneinander? Wenn die Intervalle nur von den Diagonalmuskelbündeln überbrückt würden, müßten die Stomata unter den Brücken hindurch miteinander in Verbindung stehen. Das aber tun sie nicht, sondern sind durch ununterbrochene Scheidewände voneinander auch in der Längsrichtung getrennt. Mit anderen Worten überschreiten die Diagonalfaserbündel die Intervalle nicht als Brücken, sondern an der Kante von Scheidewänden oder, um das angewandte Bild fortzuführen, auf geschlossenen Dämmen. Ich werde diese Septalleisten nennen. Sie folgen einander der Länge des Rumpfes nach in großer Zahl, indem sie in geringen Abständen angebracht sind. Jede dieser Septalleisten ist eine dünne Querwand, bestehend aus einer Fortsetzung des zellenarmen Bindegewebes, das die Fasern aller Muskelschichten verbindet, und ist durchzogen von einer eigenen Muskulatur, die heute nicht näher beschrieben werden soll. An ihrer meistens etwas verdickten Innenkante ziehen die Diagonalfaserbündel von einem zum anderen Längsmuskelbündel hin. Infolge der mehr oder weniger starken Kontraktion der vorliegenden konservierten Exemplare und einer gewissen leicht eintretenden Verzerrung des immerhin ziemlich weichen Hautmuskelschlauches sind begreiflicherweise Querschnitte allein kaum ausreichend, um diese Verhältnisse ganz richtig zu ermitteln. Nimmt man aber Längsschnitte hinzu, so sieht man die Septalleisten ungemein deutlich wie die ziemlich nahe beieinanderstehenden Zinken eines Kammes von der Längsmuskelschicht in das Cölom hineinragen, am Ende eine jede mit einer durch die Querschnitte der Diagonalmuskelbündel hervorgerufenen Verdickung.

Wie bei Sipunculiden die Integumentalkanäle sich mit dem Cölominhalt durch die Stomata hindurch füllen, so gelangt auch dieser bei den in Rede stehenden Thalassemen in die Stomata hinein, und da diese nach außen nur durch die ganz dünnen Muskel-

schichten — die sehr dünne Längsmuskelschicht der Intervalle und die ebenfalls ganz dünne Ringmuskelschicht — begrenzt sind, so kann ein starker Druck der Cölomflüssigkeit, wie er infolge der Kontraktion der Hautmuskulatur eintritt, die Außenwände im Bereiche jedes Intermuskularraumes — wie diese analog den Integumentalräumen genannt sein mögen — stark nach außen vorwölben. Dadurch aber entsteht ein sehr charakteristisches, schon verschiedenen Beobachtern der lebenden Tiere aufgefallenes und von ihnen beschriebenes Bild des Auftretens von Buckeln der Haut, die regelmäßige Längs- und Querreihen bilden. Es erklärt sich daraus, daß die Intermuskularräume 1. alle zwischen den Längsmuskelbündeln, also in Längsreihen liegen, 2. aber auch in querer Richtung fast genau nebeneinander und in durchaus gleichmäßigen Abständen.

Über ihre Funktion ist ebensowenig wie über die der Integumentalräume der Sipunculiden etwas einigermaßen Sicheres zu sagen.

Aus der gegebenen Schilderung geht hervor, daß trotz der Existenz von Längsmuskelbündeln bei verschiedenen *Thalassema*-Arten der Bau ihres Hautmuskelschlauches tiefgreifende Verschiedenheiten aufweisen kann, und ich bin der Meinung, daß man dieser Erkenntnis auch in der Systematik Ausdruck geben darf und soll.

Ich werde daher die Gattung *Thalassema* zunächst beschränken auf Arten mit glatter, nicht in Bündel gesonderter Längsmuskulatur, weil sich so diese der typischen Art, *Th. neptuni,* verhält. Welche Arten man nun weiter in sie aufzunehmen haben wird, kann ich heute noch nicht beurteilen, nicht einmal, ob es berechtigt ist, eine Form wie *Th. mellita* mit Längsmuskelbündeln, die durch eine kontinuierliche Verdickung der Längsmuskelschicht entstanden sind, damit zu vereinigen. Gegenwärtig will ich nur die Konsequenzen für die Gruppe der Thalassemen mit Längsmuskelbündeln und drei Paaren von Nephridien mit Spiraltuben ziehen, daß *Th. erythrogrammon* Leuck. et Rüpp. = *Th. caudex* Lamp. mit Septalleisten und Intermuskularräumen weder in einer Gattung *Thalassema* in dem vorhin begrenzten Sinne bleiben kann, noch in einer und derselben Gattung mit den von Sluiter und Wilson unter demselben Namen beschriebenen Tieren, die sich in bezug auf ihren Hautmuskelschlauch an *Th. mellita* anschließen. Ich schlage daher vor, für *Th. erythrogrammon* Leuck. et Rüpp. den ihm von seinen Autoren ursprünglich gegebenen Gattungsnamen *Ochetostoma* als den ältesten „gültigen“ wieder ins Leben zu rufen, den Arten von Sluiter und Wilson aber den Gattungsnamen *Listriolobus* zu geben.

Über das *Th. erythrogrammon* Shipley von den Maldiven, das in keine von diesen beiden Gattungen paßt, indem es Charaktere von beiden in sich vereinigt, will ich mich heute nicht aussprechen.

Damit man nun aber nicht gegen mich den Vorwurf erhebe, ich hätte ein einziges Merkmal in einseitiger und unberechtigter Weise für die Klassifikation entscheidend sein lassen, will ich noch auf einen Punkt im Bau des Kopflappens eingehen. Ich kann mich in dieser Beziehung sehr kurz fassen, da ich mich in einem Artikel der — allerdings unbegreiflicherweise noch immer nicht ausgegebenen — Festschrift für Ludwig, einem „3. Beitrag zur Kenntnis der Gephyreen", schon über die Tatsachen ausgesprochen habe, aber ohne die Tierarten namhaft zu machen, an denen ich die Beobachtungen gemacht hatte. Ich habe dort das Vorkommen eines Blutgefäßnetzes in dem Cölom der ventralen Kopflappenseite bei gewissen *Thalassema*-Arten und ferner das Vorkommen von Anastomosen zwischen dem dorsalen Mediangefäß und diesem Netz geschildert. Die Angaben beziehen sich auf die vorhin behandelte Artengruppe. Das ventrale Gefäßnetz findet sich bei allen Arten meiner beiden Gattungen, die dorsoventralen Anastomosen außerdem aber nur bei den beiden Arten der Gattung *Listriolobus*. Ich glaube darin eine unzweifelhafte Bestätigung der von mir vorgeschlagenen Klassifikation erblicken zu dürfen.

Prof. Dr. V. Haecker (Halle):

Untersuchungen über Elementareigenschaften[1]).

Vortragender berichtet im kurzen über die Ergebnisse einiger Untersuchungen, welche miteinander und mit einigen weniger weit fortgeschrittenen Arbeiten in einem engeren Zusammenhang stehen und deren Zweck ist, auf verschiedenen Wegen und von verschiedenen Seiten her die Kenntnis von dem Wesen der Elementareigenschaften (Erbeinheiten, Determinanten, Faktoren, Gene) zu fördern.

Die 1904 begonnenen Kreuzungen zwischen der schwarzen und weißen Rasse des Axolotls *(Amblystoma mexicanum)* sind inzwischen soweit gefördert worden, daß eine dritte und vierte Generation herangewachsen ist. Der durch Kreuzung eines heterozygoten schwarzen und eines weißen (extrem akromelanistischen, rotäugigen)

---

[1]) Hier nur im Auszug mitgeteilt. Ein ausführlicher Bericht wird in der Zeitschrift für induktive Abstammungslehre erscheinen.

Tieres erzielte Bastard verhält sich, wie früher berichtet[1]), wie ein rein rezessives weißes Tier, d. h. er erzeugte zusammen mit einem heterozygoten schwarzen Tier 50% dunkle und 50% helle, zusammen mit einem weißen Tier lauter helle, und zwar ausschließlich wieder extrem akromelanistische Nachkommen (III. Generation). Durch Paarung eines heterozygoten schwarzen und eines weißen Tieres der III. Generation, welche also beide Nachkommen des Schecken waren, entstanden 50% schwarze, 50% helle Tiere (IV. Generation). Die hellen Tiere der IV. Generation waren, soweit sie heranwuchsen, durchweg wieder Schecken.

Es liegen an und für sich vier Erklärungsmöglichkeiten vor: Entstehung der Schecken durch Milieuwirkung oder durch Dominanzwechsel; Annahme eines besonderen (gegenüber dem Faktor für Akromelanie) positiven oder negativen Mosaikfaktors und endlich Annahme einer Unreinheit der Gameten. Letztere schon in den ersten Veröffentlichungen ausgesprochene Annahme wird auch jetzt als die wahrscheinlichste vertreten.

Es wurde ferner versucht, in das Wesen der unterscheidenden Elementareigenschaften einzudringen, und zwar zunächst auf dem Wege der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse. Da zwischen den reifen Außeneigenschaften und den Elementareigenschaften eine ganze Kette von entwicklungsgeschichtlichen Zwischenstufen (Zwischeneigenschaften) liegt, so war zu hoffen, daß durch eine genauere Kenntnis dieser Zwischenstufen auch die Vorstellungen von der Natur der Elemenareigenschaften auf eine festere Grundlage gestellt werden können.

Herr Pernitzsch hat die Frage untersucht, wodurch sich denn in letzter Linie die schwarzen und die hellen Rassen des Axolotls unterscheiden, ob hier ein rein chemisch-physiologischer, in der verschiedenen Fähigkeit zur Pigmentproduktion gelegener oder ein morphogenetischer, ausschließlich auf die Zahl der Chromatophoren sich erstreckender Unterschied oder ob Verschiedenheiten komplizierterer Art vorliegen. Er fand, daß die frischgeschlüpften Larven der schwarzen und der Scheckrasse (rein weiße Larven standen zurzeit nicht in genügender Menge zur Verfügung) sich im wesentlichen durch die Zahl der schwarzen und gelben Pigmentzellen (Melanophoren und Xanthophoren) unterscheiden und daß das Zahlenverhältnis zwischen den schwarzen und gelben Pigmentzellen bei dunkeln und hellen Larven nicht sehr verschieden ist. Angesichts der

[1]) Verh. D. Zool. Ges. 1908.

verhältnismäßig großen Zahl von mitotisch sich teilenden Chromatophoren war aus diesen Ergebnissen zu folgern, daß die geringere Zahl bei den hellen Larven mindestens zum Teil auf eine geringere Teilungsgeschwindigkeit zurückzuführen ist. Ein zweiter Unterschied ist die geringere Kerngröße der Schecklarven und es liegt die Annahme nahe, daß beide Verschiedenheiten den Ausdruck einer verringerten Teilungs- und Wachstumsenergie des Plasmas darstellen, wie ja auch die hellen Axolotl im ganzen ein langsameres Wachstum und eine geringere Lebensenergie besitzen. Ein besonderer Faktor, der durch seine An- oder Abwesenheit oder auf Grund einer verschieden abgestuften Wirkungsweise direkt auf die Pigmentbildung einwirkt, kommt nicht in Betracht.

Wir haben versucht, bei anderen Formen auch in das Verhältnis zwischen Wildfarbe und ihren einfarbigen Mutanten auf dem Wege der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse einen genaueren Einblick zu bekommen, und Herr Spöttel ist zunächst an die Untersuchung der grauen Farbe der Felsentaube herangetreten. Erwähnt sei hier nur, daß bei der grauen Taube drei Hauptpigmente, Schwarz, Rostbraun und Gelb, gefunden wurden, in ähnlicher Weise, wie dies für Nagerhaare festgestellt wurde.

Im Zusammenhang mit dem Problem der Reinheit oder Unreinheit der Gameten wurde auch die Frage nach der Möglichkeit einer dauernden Verbindung der Elementareigenschaften und nach der Existenz konstanter Bastardrassen untersucht. Herr Neubaur hat zunächst durch zahlreiche, vielfach modifizierte Kreuzungsexperimente zu ermitteln versucht, ob die neben den nahe verwandten Arten *Cyclops fuscus* und *albidus* häufig vorkommende, im allgemeinen einen intermediären Habitus aufweisende Form *C. distinctus* tatsächlich einen Bastard darstelle, wie vielfach angenommen wird. Ausgedehnte, vielfach modifizierte Kreuzungsversuche hatten bisher keinen Erfolg. Durch eine eingehende vergleichend-morphologische Untersuchung konnte Herr Neubaur sodann bei diesen drei einander überaus nahestehenden Formen mindestens 36 Merkmale feststellen, durch welche alle drei Formen oder zwei von ihnen von der dritten unterschieden sind. Was speziell *C. distinctus* anbelangt, so zeigt er bald ein *fuscus*-ähnliches, bald ein *albidus*-ähnliches, bald ein intermediäres oder exzessives Verhalten. Weitere Untersuchungen sollen über die Zahl der in der Gattung *Cyclops* auftretenden selbständig variabeln Außen- und Elementareigenschaften und über das Verhältnis der letzteren untereinander Auskunft geben.

Diskussion: Herr Prof. Goldschmidt (München).

Frau Dr. Fanny Moser (Berlin):

Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung.

Die Siphonophoren mit ihrem Formenreichtum, ihrer Arbeitsteilung und ihren merkwürdigen Geschlechtsverhältnissen haben das Interesse vieler unserer bedeutendsten Forscher wie Gegenbaur, Leuckart, Huxley, Kölliker, Haeckel, und in neuerer Zeit Claus und Chun wiederholt gefesselt. Besonders Chun verdanken wir eine Fülle interessanter Beobachtungen und geistreicher Ideen, und vor allem den ersten Versuch, von größeren allgemeinen Gesichtspunkten aus die Einzelerscheinungen zu einem einheitlichen Ganzen zusammenzuschließen. Daß manche seiner Hypothesen, wie wir sehen werden, einer näheren Prüfung nicht Stand zu halten vermögen, tut Chun's Verdiensten keinen Abbruch, denn sie haben ihren Zweck, der Untersuchung neue Wege zu weisen, erfüllt.

Meine eigenen Arbeiten stellen in manchen Beziehungen einen Versuch dar, die von Chun aufgeworfenen Probleme zu lösen. Deshalb ist es am zweckmäßigsten, wenn ich zur Orientierung erst einen kurzen Überblick gebe über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Siphonophorenglocken, so wie sie sich hauptsächlich auf Grund von Chun's Arbeiten gestaltet haben, um daran besser meine eigenen Ergebnisse knüpfen zu können.

Bei Siphonophoren unterscheiden wir Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken.

Betrachten wir zuerst die **Hauptglocken.** Sie zerfallen in sogenannte Oberglocken und Unterglocken, von welchen die Oberglocke der eigentliche Stammträger ist, die Unterglocke mehr nur Stammscheide. Die Zahl dieser Glocken ist verschieden und danach teilt man die Calicophoriden, die ich heute allein berücksichtigen kann, ein in Monophyiden mit einer einzigen Glocke, der Oberglocke, in Diphyiden mit je einer Ober- und Unterglocke (abgesehen von wenigen Ausnahmen), bei denen man wiederum je nach Lage der beiden Glocken die Oppositae und die Superpositae unterscheidet, und in Polyphyiden mit zahlreichen Ober- und Unterglocken.

Zu diesen Hauptglocken kommt noch eine sogenannte Primärglocke hinzu, denn erstere entstehen nicht direkt aus dem befruchteten Ei, sondern es geht ihnen stets eine heteromorph gestaltete Glocke voraus, die später abgeworfen und durch die definitive Oberglocke ersetzt wird, welch letztere sich am Stamme der jungen

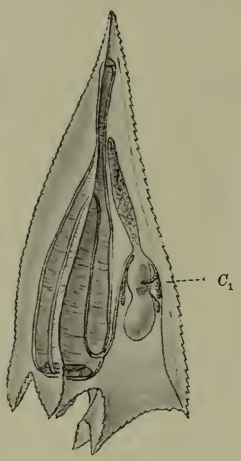
Kolonie entwickelt. Dieser gesellt sich sehr bald die Unterglocke zu. Nach allgemeiner Auffassung ist somit die Unterglocke eine tertiäre, die Oberglocke eine sekundäre Glocke und die Primärglocke ein Larvenorgan, das einzig den Sphaeronectiden unter den Monophyiden fehlt. Nach einem bisher unangefochten gebliebenen Satze Gegenbaur's ist die Unterglocke nur formell von der Oberglocke verschieden, genetisch aber immer gleichbedeutend mit ihr. Dieser Satz ist bedeutungsvoll für die ganze Beurteilung des phylogenetischen Entwicklungsganges der Siphonophoren.

Der Nachweis, daß die larvale Glocke an der embryonalen Kolonie angelegt wird, konnte allerdings bisher nur für die Anfangs- und Endglieder der Reihe, für *Muggiaea* unter den Monophyiden, für *Hippopodius* unter den Polyphyiden erbracht werden, aber sowohl nach Chun wie nach Claus sollen alle Beobachtungen über die Entwicklung der Diphyiden darauf hindeuten, daß auch bei diesen die definitive Oberglocke eine sekundäre ist.

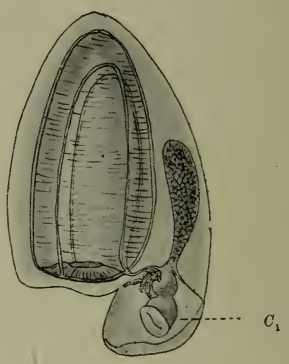
Außer dem larvalen Glockenwechsel findet auch ein postlarvaler statt, durch nachrückende Ersatzglocken, welche sowohl die Oberglocke wie die Unterglocke verdrängen und ersetzen und mit diesen identische Gestalt haben. Nur den Monophyiden fehlt dieser Glockenwechsel, und bei den Polyphyiden hat er insofern eine Modifikation erfahren, als die älteren Hauptglocken nicht verdrängt werden von den nachrückenden Ersatzglocken, die also Ober- wie Unterglocken in größerer Zahl darstellen, sondern sich zeitlebens neben ihnen erhalten.

Die Zahl dieser Ersatzglocken zeigt bei den verschiedenen Gruppen einen bedeutsamen Unterschied. Bei *Diphyidae oppositae (Prayomorphae)* zählte Chun bis zu sechs, bei *Diphyidae superpositae (Diphymorphae)* nur eine, selten zwei Ersatzglocken. Hieraus leitete Chun eine wichtige Beziehung ab zwischen Sessilität der Stammgruppen einerseits und dem regen Ersatz der Hauptglocken andererseits. Danach treten zahlreiche Reserveglocken da auf, wo ein enorm langer Stamm mit sessil bleibenden Stammgruppen große Ansprüche an die Arbeitsleistung der Schwimmglocken stellt, wie bei den *Diphyidae oppositae.* Die Reserveglocken fehlen dagegen entweder ganz oder sind in ihrer Zahl sehr beschränkt überall da, wo Stamm und Glocken durch Bildung frei werdender Eudoxien entlastet werden wie bei Monophyiden und *Diphyidae superpositae.*

Nach diesem kurzen Rückblick komme ich zu meinen eigenen Untersuchungen, die durch ein Material begünstigt wurden, das in jeder Beziehung, vor allem durch seine Reichhaltigkeit an jungen Entwicklungsstadien einzig dasteht, und dessen Grundstock von Vanhöffen während der Deutschen Südpolarexpedition gesammelt worden war. Allerdings sind meine Untersuchungen nicht abgeschlossen, weshalb die heutigen Ausführungen jedenfalls noch Ergänzungen, eventuell auch Modifikationen erfahren werden, um so mehr als es auch mir bisher noch nicht gelungen ist, über die erste Entwicklung



Figur 1.



Figur 2.

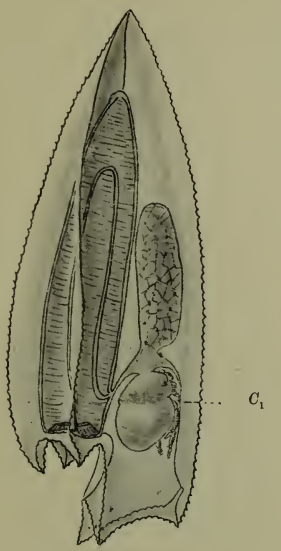
Fig. 1. Einglockenstadium von *Diphyes dispar* (2 mm).
Fig. 2. Einglockenstadium von *Dimophyes arctica* (Chun) (1,5 mm).

näheres zu ermitteln, und alle Versuche, diese bedauerliche Lücke durch theoretische Auseinandersetzungen zu überbrücken, selbstverständlich den Stempel der Unsicherheit tragen.

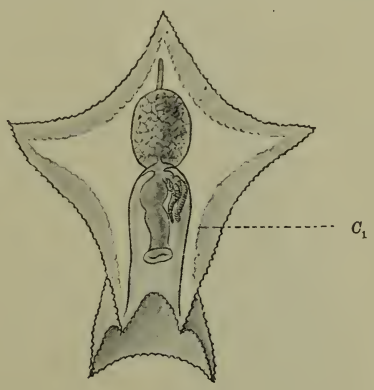
Meine jüngsten Stadien bei Diphyiden waren solche der vier Unterfamilien *Diphyopsinae* Haeckel, *Abylinae* Agassiz, *Ceratocymbinae* Moser und *Dimophyinae* Moser, welch letztere als einzigen Repräsentanten Chun's hochinteressante *Diphyes* (künftig *Dimophyes*) *arctica* zählt. Diese jüngsten Stadien (Fig. 1—4), die ich hier von vier Arten abbilde[1]), stellen ein Stadium dar, das ich vorläufig als Einglockenstadium bezeichne, zum Unterschied von Chun's Monophyidenstadium, wie er das Stadium der larvalen Primärglocke nannte. Mein Einglockenstadium ist kein Larvenstadium, sondern das jüngste bisher bekannte Stadium der definitiven Kolonie. Die „sekundäre" Oberglocke ist, wie auf den Abbildungen

[1]) In Klammer ist stets die Länge der Glocke in Millimetern angegeben.

zu sehen, schon fertig ausgebildet, wenn auch noch sehr klein. Ihre Form entspricht im ganzen durchaus jener der ausgewachsenen Glocke der betreffenden Art, trägt aber noch den Stempel des Jugendlichen: größere Schlankheit, stärkere Zähnelung usw. Im Hydroecium befindet sich ein einziger noch junger Saugmagen, der, und das ist das wichtige, der Hydroeciumkuppe dicht ansitzt. Ein Stamm fehlt also noch vollständig. Neben dem Saugmagen hängt der sehr unfertige Tentakelapparat herab, und beide zusammen füllen die Hydroeciumkuppe nahezu aus. Sie stellen das noch unvollständige Primärcormidium (c_1) dar, wie ich dieses erste Cormidium zum Unterschied von den folgenden bezeichne.



Figur 3.



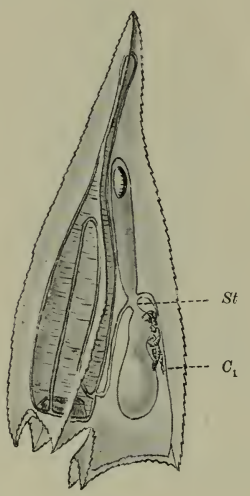
Figur 4

Fig. 3. Eingloekenstadium von *Diphyes chamissonis* Huxley (3 mm).
Fig. 4. Eingloekenstadium von *Abylapentagona* Gegenbaur (2 mm).

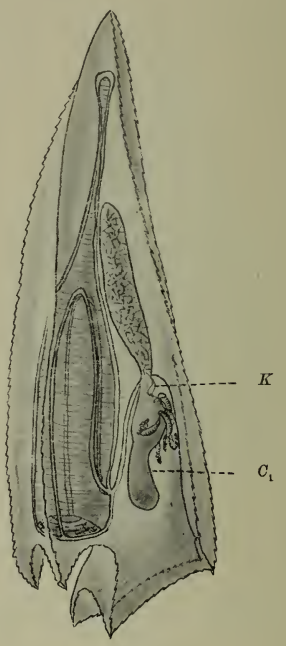
Verfolgen wir die Entwicklung dieser jungen Kolonie bei einer unserer verbreitetsten Diphyiden, der *Diphyes dispar* Cham. et Eys., deren jugendliche Entwicklungsstadien nichts anderes sind als die von Chun für eine Monophyide gehaltene *Doramasia picta* Chun, wie ich nachweisen konnte. Hand in Hand mit dem Wachstum der Glocke nimmt der Saugmagen an Größe zu, und vervollständigt sich der Tentakelapparat, so daß sie zusammen bald nicht nur die Kuppe, sondern das ganze Hydroecium mehr oder weniger vollständig ausfüllen — je nach der Art — oder sogar etwas aus ihm heraussehen. Dann beginnt das Primärcormidium (Fig. 5) allmählich von der Hydroeciumkuppe abzurücken und zwischen beiden wird ein kurzer Stiel — der junge Stamm — (*St*) sichtbar, der sich nun immer mehr verlängert. In einem gegebenen Moment sieht man dann am

Stamm, direkt über dem Saugmagen (Fig. 6), eine junge Knospe (*K*) entstehen, der bald weitere Knospen, zeitlich nacheinander, räumlich übereinander folgen (Fig. 7). Sie sind die Anlage des Deckblattes des Primärcormidiums und der nachfolgenden Cormidien (C_2, C_3 usf.), wie auf Fig. 8 ersichtlich.

Sobald die Glocke eine Größe von ungefähr 6 mm erreicht hat und das dritte Cormidium (C_3) angelegt ist, also noch vor Anlage des vierten Cormidiums, entsteht etwas außerhalb der eigentlichen Knospungszone der Cormidien eine Knospe (Fig. 9), die sich zur ersten Unterglocke, die ich die Primärunterglocke (U_1)



Figur 5.



Figur 6.

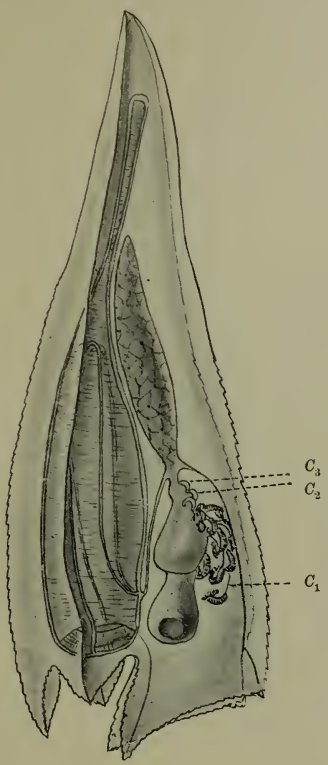
Fig. 5. Einglockenstadium 2 von *Diphyes dispar* (2,5 mm). Der Stamm (*St*) beginnt sichtbar zu werden.

Fig. 6. Einglockenstadium 3 von *Diphyes dispar* (3,5 mm). Die erste Knospe (*K*) entsteht am Stamm.

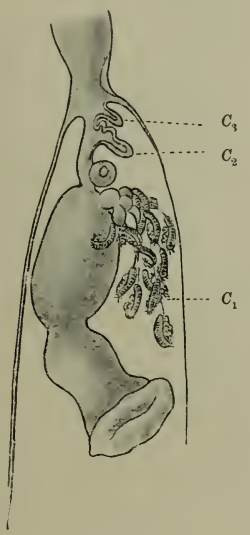
nenne, entwickelt, und stets nur zu dieser bei allen von mir untersuchten Arten. Mit ihrem Auftreten hat das Einglockenstadium sein Ende erreicht. Der Zeitpunkt hierfür ist ein ganz bestimmter, doch bei vielen Arten verschiedener. Vorgetäuscht wird jedoch das Einglockenstadium noch viel länger, wenigstens bei manchen Arten, so z. B. bei *Diphyes dispar*, bei denen das Wachstum der Unterglocke im Verhältnis zu dem der Oberglocke, des Stammes und der Cormidien ein außerordentlich langsames ist, so daß sich erstere noch immer nur schwer als kleine Knospe

erkennen läßt, wenn schon fünf und mehr Cormidien in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden sind (Fig. 10).

Das Wichtige an diesen Feststellungen ist: 1. daß die Unterglocke ein Produkt des Stammes ist und außerhalb der eigentlichen Knospungszone der Cormidien entsteht, worauf ich nicht näher eingehen kann, 2. daß sie meist sehr viel später entsteht und sich viel langsamer entwickelt, als bisher angenommen wurde, so daß die Diphyiden, und speziell



Figur 7.



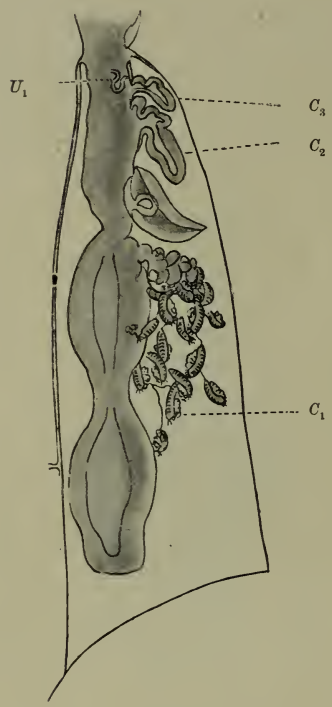
Figur 8.

Fig. 7. Einglockenstadium 4 von *Diphyes dispar* (4 mm). Drei Knospen am Stamm. Die unterste wird zum Deckblatt des Primärcormidiums, die oberen zu den folgenden Cormidien C_2 und C_3.

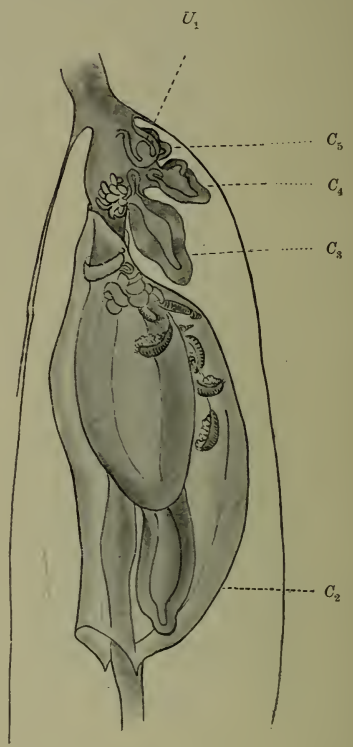
Fig. 8. Einglockenstadium 5 von *Diphyes dispar* (5,5 mm) nur der Stamm (× 45).

die Gattung *Diphyes*, in ihrer Jugend längere Zeit tatsächlich und scheinbar als Monophyiden leben, mit einer einzigen Glocke, der Oberglocke, einem längeren Stämmchen und einer größeren Zahl Cormidien, deren Produktion, wie ich betonen möchte, kontinuierlich ohne Unterbrechung am Stamme vor sich geht. Schließlich läßt sich auch eine interessante Korrelation feststellen zwischen der Anlagezeit und dem Entwicklungstempo der Primärunterglocke einerseits, und dem Entwicklungstempo von Oberglocke, Stamm und Cormidien andererseits. Deren Regulativ sind die An-

sprüche, welche von der Kolonie an die Schwimmfähigkeit jeder der beiden Hauptglocken gestellt werden. In den Fällen, wo der Oberglocke die Rolle als Schwimmorgan hauptsächlich zufällt, wie bei der Gattung *Diphyes*, kommt die Unterglocke spät zur vollen Entwicklung, während umgekehrt, wo die Oberglocke ein



Figur 9.



Figur 10.

Fig. 9. *Diphyes dispar* (6 mm) Stadium 6. Stamm (× 45). Die Knospe der Primäruntergloeke (U_1).

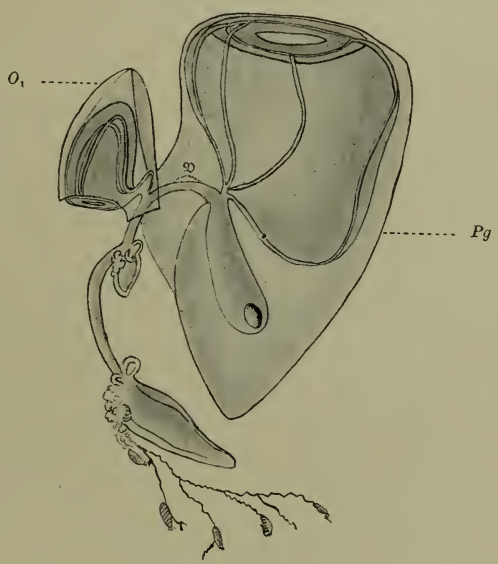
Fig. 10. *Diphyes dispar* (8 mm) Stadium 7. Stamm (× 45). Primärcormidium weggelassen. Unterglockenknospe schon groß.

verkümmertes Schwimmorgan darstellt, wie bei der Gattung *Abyla*, die Entwicklung der Unterglocke eine außerordentliche Beschleunigung erfährt.

Ehe die Unterglocke noch innerhalb des Hydroeciums ihre fertige Ausbildung mehr oder weniger erreicht hat, entsteht am Stiel der Primäruntergloeke, ebenfalls zu einem bestimmten Zeitpunkt, eine Knospe, die sich zur ersten Ersatzunterglocke entwickelt und stets nur zu dieser. Ihr folgen in gewissen Abständen weitere Knospen für Ersatzunterglocken. Ich konnte vielfach

nacheinander nicht weniger als vier Ersatzunterglocken feststellen und heranwachsen sehen, doch ist ihre Zahl bedeutend größer, wahrscheinlich eine nahezu unbegrenzte, so z. B. bei *Diphyes dispar* und *Diphyes sieboldi* Kölliker. Somit besteht in dieser Beziehung — aber auch in anderer Beziehung — kein prinzipieller Gegensatz zwischen *Diphyidae oppositae* und *superpositae*, wenigstens bei den von mir bisher daraufhin untersuchten Arten, ebensowenig wie eine Beziehung zwischen Sessilität der Stammgruppen und Zahl der Ersatzunterglocken.

Für die Oberglocke fand ich, im Gegensatz zur Unterglocke, niemals Ersatzknospen. Soweit meine Untersuchungen reichen,



Figur 11.

Muggiaea kochi Chun (O_1) mit ihrer larvalen Primärglocke (*Pg*) nach Chun (stark verkleinert).

scheint die „sekundäre" Oberglocke der Diphyiden niemals gewechselt oder ersetzt zu werden. Wahrscheinlich sind die von Chun und auch von Gegenbaur beobachteten Knospen von Ersatzoberglocken verkannte Knospen von Ersatzunterglocken.

Mit dieser Beobachtung — die aber noch einer ergänzenden Prüfung bedarf — fällt ein wichtiger Gegensatz zwischen Monophyiden und Diphyiden, wird zugleich aber auch ein bedeutsamer prinzipieller Gegensatz zwischen Ober- und Unterglocke konstatiert, auf den ich später zurückkomme.

Wie steht es nun mit dem larvalen Glockenwechsel? Es ist nicht zu leugnen, daß meine Untersuchungen der Entwicklung der Diphyiden, speziell ihres Einglockenstadiums, gar keine Anhaltspunkte dafür geboten haben, daß ihrer definitiven Oberglocke eine larvale Glocke vorausgeht — wenigstens in der Art, wie Chun es bei *Muggiaea* schildert. Im Gegenteil, Chun's Darstellung läßt sich, wie mir scheint, in keiner Weise mit der Diphyidenentwicklung, soweit ich sie zu verfolgen vermochte, in Einklang bringen. Sehen wir uns die Abbildung, die Chun von der älteren larvalen Kolonie von *Muggiaea kochi* gegeben hat (Fig. 11), an und vergleichen wir sie mit den Abbildungen meiner Einglockenstadien (Fig. 1—4), speziell von Fig. 3 mit dem sehr tiefen dorsal geschlossenen Hydroecium. Nach Chun's Darstellung entsteht die erste definitive Oberglocke (O_1) am Stamm der larvalen Kolonie. Später trennt sie sich von der Primärglocke (*Pg*) unter Mitnahme des ganzen Stammes, wie Chun ausdrücklich sagt. Sie nimmt also auch das dicke Verbindungsstück (*v*) des Stammes zwischen beiden Glocken mit. Was aus diesem später wird, erwähnt Chun nicht einmal, obwohl das sehr wichtig ist. Beim Abreißen der Primärglocke müßte sich dieser abgerissene Stummel an der Stammwurzel der Sekundärglocke finden — ähnlich wie bei den abgerissenen Cormidien — oder die Stelle wenigstens nachweisbar sein, wo er gesessen hatte. Weder das eine, noch das andere ist mir jemals möglich gewesen, wie ich auch niemals eine Glocke zu finden vermochte, die ich mit einiger Wahrscheinlichkeit als Primärglocke einer Diphyide hätte ansehen können. Und bei der ganzen Art und Weise, wie das junge Primärcormidium stets der Hydroeciumkuppe ansitzt, besonders bei Formen mit sehr tiefem und engem Hydroecium (Fig. 3), läßt sich schwer vorstellen, wo dieser dicke Verbindungsstamm zwischen der primären und der sekundären Glocke Platz haben soll. Auch das merkwürdige Verhältnis in dem relativen Entwicklungstempo der Cormidien und der Sekundärglocke bei *Muggiaea* sowie das vollständige Fehlen weiterer Cormidienknospen am Stamm muß auffallen, um nur noch einen Punkt zu erwähnen, der sich in keiner Weise mit meinen Befunden bei Diphyiden deckt. Übrigens ist Chun's ganze Darstellung dieses jedenfalls hochinteressanten und äußerst komplizierten Vorganges bei *Muggiaea* so kurz gehalten, daß man sich selbst bei dieser einen Form keine richtige Vorstellung davon machen kann und die Vermutung auftaucht, ob dieser Vorgang nicht durch ergänzende Untersuchungen in ein anderes Licht gerückt werden und eine

andere Interpretation erfahren könnte, so wie dies z. B. auch der Fall war mit Chun's „Urknospe", die „sich zeitlebens erhalte", und seinen Knospungsgesetzen (siehe Zool. Anzeiger Bd. 38 Nr. 18/19; Moser, Über Monophyiden und Diphyiden), ebenso wie mit seiner Monophyide *Doramasia picta*. Zieht man noch in Betracht, daß letztere ebenso *Doramasia bojani* Chun, sowie manche andere Monophyide, nichts anderes als verkannte Einglockenstadien von Diphyiden sind, und daher ebenfalls keinen larvalen Glockenwechsel in der Art wie *Muggiaea* besitzen, dann ist der Schluß naheliegend, daß nicht nur den Sphaeronectiden, sondern sämtlichen Monophyiden wie den Diphyiden ein derartiger larvaler Glockenwechsel fehlt. Damit wäre ein weiterer, wichtiger Unterschied zwischen Monophyiden und Diphyiden beseitigt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die Polyphyiden, das andere Ende der Reihe. Meine hier gemachten Befunde lassen sich, wie ich glaube, nicht nur sehr gut in Einklang bringen mit den bei Diphyiden gewonnenen Anschauungen, sondern bestätigen sie sogar, obwohl ein definitives Urteil erst nach Beendigung meiner diesbezüglichen Untersuchungen möglich sein wird.

Bei Polyphyiden fand ich endlich die bei Diphyiden vergeblich gesuchten sogenannten larvalen Primärglocken, und zwar nicht nur bei *Hippopodius*, sondern auch, und zum erstenmal, bei *Vogtia pentacantha* Keferstein und Ehlers. Es hat aber durchaus den Anschein, als ob diese sogenannten Primärglocken eine andere wie die bisherige Interpretation zulassen und tatsächlich gar kein Larvenorgan, sondern die definitiven Oberglocken der betreffenden Arten sind, während die charakteristischen hufeisenförmigen Glocken von *Hippopodius* nicht, wie bisher angenommen, Ober- und Unterglocke, beide mit ihren Ersatzglocken in größerer Zahl darstellen, sondern lediglich Unterglocken. Bei der Kürze der Zeit kann ich nicht näher hierauf eingehen und will nur kurz bemerken, daß für diese Auffassung sprechen: 1. die Art und Weise der Entstehung der hufeisenförmigen *Hippopodius*-Glocken und der Cormidien; 2. die Tatsache, daß die jüngsten „Monophyidenstadien" beider Arten durchaus meinem Einglockenstadium bei Diphyiden entsprechen; 3. und vor allem die Tatsache, daß die sogenannten larvalen Glocken beider Polyphyiden viel größer und älter werden, als bisher angenommen wurde, wobei sie eine gewisse Entwicklung und Formveränderung durchmachen, ähnlich wie die meisten von mir beobachteten jungen Diphyidenoberglocken. Diese Tatsache läßt sich schwer mit der Vorstellung eines Larvenorgans in Ein-

klang bringen. In gleichem Sinne sprechen auch sehr merkwürdige Befunde bei *Vogtia pentacantha*, die trotz der Mangelhaftigkeit des Materials kaum eine andere Deutung zulassen — die ich aber nur mit allem Vorbehalt hier mitteile —, als daß die fünfkantigen Glocken von *Vogtia* überhaupt keine Hauptglocken sind, sondern den Deckblättern der Cormidien entsprechen. Stimmt diese Auffassung, dann hätte *Vogtia*, nach Chun's Auffassung ihrer Primärglocke als Larvenorgan, überhaupt keine definitiven Hauptglocken — was im Widerspruch stehen würde mit allen bisherigen Beobachtungen bei Calicophoriden. Somit spricht auch dieser Befund — seine Richtigkeit vorausgesetzt — dafür, daß ein larvaler Glockenwechsel in der bisher angenommenen Weise auch den Polyphyiden fehlt. Damit kämen wir zu dem Schluß, daß die Oberglocke der Calicophoriden weder einen larvalen noch einen postlarvalen Glockenwechsel durchmacht, ein Schluß, der sich jedenfalls auf einer viel breiteren Tatsachenbasis aufbaut, als der entgegengesetzte Schluß, wiewohl auch er noch weiterer positiver Beweise bedarf, die ich demnächst zu erbringen hoffe.

Um jedem Mißverständnis vorzubeugen, möchte ich aber doch noch hervorheben, daß ich bei Calicophoriden keineswegs das Vorkommen eines larvalen Glockenwechsels überhaupt bestreite — die große Lücke in unseren Kenntnissen über die Entwicklung aus dem Ei läßt alle Möglichkeiten zu. Die bisherigen Befunde bei Pneumatophoriden würden sogar eher für das Vorhandensein eines larvalen Glockenwechsels sprechen, der aber dann, nach meinen Befunden, wohl in ganz anderer Weise vor sich gehen dürfte, als Chun dies bei den beiden Endgliedern der Reihe, *Muggiaea* und *Hippopodius*, geschildert hat. Allerdings neige ich mehr zu der Ansicht, daß sich bei Calicophoriden die Oberglocke direkt aus dem Ei entwickelt, und bin jedenfalls der Überzeugung, daß nicht, wie Chun annimmt, die definitive Oberglocke ein Produkt des Stammes ist, sondern umgekehrt, der Stamm ein Produkt und intergrierender Bestandteil der Oberglocke.

Ich gehe nun kurz zu den **Spezialschwimmglocken** und **Geschlechtsglocken** über.

Bei einer kleinen Anzahl Diphyiden kommen neben den Geschlechtsglocken auch Spezialschwimmglocken vor; sie wiederholen den Bau derselben so vollständig, daß Chun sie als Geschlechtsglocken, bei denen die Ausbildung des Geschlechtsklöppels unterblieb, auffaßte. Direkte Beweise konnte er damals allerdings noch nicht für die Richtigkeit dieser Auffassung erbringen. Einzig die

Spezialschwimmglocken von *Stephanophyes superba* Chun homologisierte er nicht mit Geschlechtsglocken, sondern mit den Hauptglocken, hauptsächlich deshalb, weil sich bei ihnen nie die Anlage eines für die Genitalglocken charakteristischen Klöppels, der rückgebildet wird, nachweisen ließ. Nachdem ich selbst nun feststellen konnte, daß ein Klöppel bei Spezialschwimmglocken niemals angelegt wird, sondern stets vollständig unterdrückt ist, liegt kein Grund mehr vor, den Spezialschwimmglocken von *Stephanophyes* eine Sonderstellung einzuräumen, und halte ich alle Spezialschwimmglocken für homologe Bildungen.

Des weiteren vermochte ich eine interessante Korrelation aufzudecken zwischen dem Entwicklungstempo des Klöppels und seiner Geschlechtsprodukte im Verhältnis zum Entwicklungstempo der eigentlichen Glocke einerseits und den Ansprüchen, welche an letztere als Schwimmorgan andererseits gestellt werden. Wo die Geschlechtsglocke möglichst bald als Schwimmorgan zu funktionieren hat, und das ist der Fall jeweils bei der ersten Genitalglocke — ich nenne sie die primäre Geschlechtsglocke — der Formen ohne Spezialschwimmglocke, den Eudoxien im engeren Sinne, da entwickelt sich die Glocke sehr rasch im Verhältnis zum Klöppel, der lange Zeit auf dem Stadium eines winzigen Knöpfchens am Glockengrunde verharrt. Seine volle Entwicklung erreicht er erst, wenn die Glocke nahezu ausgewachsen und imstande ist, nicht nur die Eudoxie, sondern auch den großen Klöppel ohne Behinderung zu tragen. Bei den auf die primäre Geschlechtsglocke folgenden sekundären Geschlechtsglocken, die längere Zeit im Schutze der ersteren verharren, entwickelt sich dagegen der Klöppel sehr viel rascher und früher und viel mehr parallel zur Glocke und eilt bei manchen Formen dieser sogar etwas voraus. Die Ersaeen, d. h. die Eudoxien mit Spezialschwimmglocken, stellen nun, infolge einer interessanten Arbeitsteilung, diese beiden Entwicklungsarten in ihren Extremen dar. Aus der primären Geschlechtsglocke ist — wie Chun schon vermutet hatte — die Spezialschwimmglocke geworden, indem zugunsten einer erhöhten Schwimmfähigkeit die starke Verzögerung in der Entwicklung des Klöppels zu dessen vollständiger Unterdrückung geführt hat. Umgekehrt, und als Kompensation hierfür, hat sich der Klöppel bei den tertiären Geschlechtsglocken, wie ich die neben der Spezialschwimmglocke vorkommenden Geschlechtsglocken der Ersaeen nenne, enorm auf Kosten ihrer Glocke entwickelt, so daß letztere schon sehr früh und lange Zeit lediglich eine prall mit Geschlechts-

produkten gefüllte Blase darstellt. Diese vier verschiedenen Arten von Geschlechtsglocken bilden zusammen eine kontinuierliche Reihe mit vielen Übergangsstufen.

Vergleichen wir zum Schluß noch **Geschlechtsglocken, Spezialschwimmglocken** und **Unterglocken,** so spricht vieles dafür, daß sich auch die Unterglocken von den Geschlechtsglocken ableiten lassen und als höher entwickelte und besonders spezialisierte Geschlechtsglocken aufzufassen sind. Die bei den Unterglocken vorhandenen Verschiedenheiten von den Spezialschwimmglocken lassen sich in der Hauptsache darauf zurückführen, daß sie nicht nur als Schwimmorgan, sondern auch als Schutzorgan für den Stamm zu funktionieren haben. Daher die Bildung des komplizierten Hydroecium. Untersuchen wir aber die Geschlechtsglocken näher, so finden wir auch bei diesen die ersten Anfänge einer Hydroeciumbildung. Bei beiden erscheint das Hydroecium als eine direkte Anpassung an die lokalen Verhältnisse, was besonders auffallend ist bei Formen z. B. *Abyla* mit zwei Geschlechtsglocken, eine an jeder Seite des Cormidiums, wo die eine dann das Spiegelbild der anderen darstellt — was bisher gänzlich übersehen wurde. Es wäre interessant, wenn sich durch Experiment feststellen ließe, ob durch Änderung der lokalen Verhältnisse auch eine Änderung resp. Unterdrückung des Hydroeciums zu erreichen wäre, oder ob dieses schon phylogenetisch festgelegt ist, so daß ontogenetische Änderungen hierauf keinen Einfluß mehr haben. Ähnliche Experimente ließen sich, und zwar leichter, bei den Cormidien anstellen, um zu sehen, inwieweit sich das relative Entwicklungstempo von Geschlechtsglocke und Klöppel noch jetzt beeinflussen und die verschiedenen Arten Geschlechtsglocken sich ineinander überführen ließen. Das nur nebenbei.

Interessant ist, daß es auch Eudoxien gibt mit hochentwickelten Geschlechtsglocken, deren Hydroecium in seiner Kompliziertheit vollständig jenem der Unterglocke entspricht. Es gibt aber auch Formen, bei denen die Geschlechtsglocke komplizierter als die Unterglocke ist, die sich bei näherer Untersuchung als leicht rückgebildet entpuppt, während wiederum beide, Geschlechtsglocken und Unterglocken, gleich primitiv und einander zum Verwechseln ähnlich sind bei Formen mit rückgebildetem Stamm. Letzteres ist der Fall bei *Diphyes (Dimophyes) arctica* Chun. Zahlreiche Übergänge finden sich zwischen diesen beiden Extremen und jedenfalls erscheint die Geschlechtsglocke stets der Unterglocke gegenüber als die konservativere.

Nachdem ich schließlich noch bei einer Reihe von Arten nachzuweisen vermochte, daß sowohl die Entstehung wie die Ent-

wicklung und der Ersatz der Glocken bei Geschlechtsglocken, Spezialschwimmglocken und Unterglocken im Prinzip genau gleich sind — abgesehen vom Klöppel — und daß bei allen dreien ähnliche Beziehungen ihr relatives Entwicklungstempo regeln, ist der Schluß kaum abzuweisen, daß die Unterglocken umgewandelte Geschlechtsglocken sind, wie die Spezialschwimmglocken, was ich allerdings hier nicht mehr weiter ausführen kann.

Der Gegenbaur'sche Satz ist nunmehr, meinen Ausführungen entsprechend, vorläufig so abzuändern: Die Unterglocken sind nicht nur formell, sondern auch genetisch verschieden von den Oberglocken. Zwischen beiden besteht ein prinzipieller Gegensatz auch dadurch, daß sich die Oberglocke zeitlebens erhält — abgesehen vielleicht von einigen Ausnahmen —, während die Unterglocken einem ständigen Wechsel wie die Geschlechtsglocken unterliegen. Von den Geschlechtsglocken unterscheiden sich die Unterglocken formell nur dem Grad nach; genetisch sind beide gleichbedeutend.

Daß diese neuen Gesichtspunkte in manchen Beziehungen eine andere Beurteilung der Organe der Pneumatophoriden und des phylogenetischen Entwicklungsganges der Siphonophoren überhaupt zur Folge haben, ist selbstverständlich.

Herr Prof. C. B. Klunzinger (Stuttgart):

Über einige Ergebnisse meiner Studien über die Rundkrabben des Roten Meeres.

Einleitung.

Wie ich 1906 Ihnen in Marburg einiges über die Spitz- und Spitzmundkrabben des Roten Meeres, damals nach dem Erscheinen meiner diesbezüglichen Schrift, mitgeteilt habe, will ich Ihnen nun heute auch über Ergebnisse meiner Studien über die Rundkrabben jenes Meeres berichten, diesmal vor Erscheinen des Werkes, welches, obwohl fertig, erst 1913 in den Nov. Acta gedruckt werden wird.

Meine Arbeit ist, wie die erstgenannte, in erster Linie eine systematisch-faunistische, aber unter steter Berücksichtigung biologischer und anatomisch-physiologischer Verhältnisse. Es gehört ja auch zu dem Nutzen solcher Spezialarbeiten über Faunen, daß man dabei auf Dinge allgemeineren Interesses stößt, die sonst niemand gefunden und beachtet hätte.

I. Fauna.

Die Zahl der bis jetzt aus dem Roten Meere bekannt gewordenen Arten von Rundkrabben beläuft sich auf die stattliche Zahl von etwa 160, worunter etwa 60—70 von mir seinerzeit in Koseir gesammelte und einige wenige neue Gattungen und Arten oder nur für das Rote Meer neue Arten gehören. Eine große Zahl von Arten ist erst neuerdings durch die Italiener aus ihrer Kolonie Erythräa gesammelt und 1906 von Nobili beschrieben und zusammengestellt worden; diese Fundorte Obok, Djibuti, Assab, Aden usw. liegen eigentlich schon außerhalb des eigentlichen Roten Meeres, d. h. südlich von der Meerenge Bab el Mandeb, aber noch innerhalb des Golfes von Aden, können daher noch zum Roten Meere gerechnet werden.

Diese Fauna ist sehr übereinstimmend mit der des Indischen Ozeans bis weit hinein in das Stille Meer. Nur sehr wenige Arten kommen auch in den westlichen Meeren vor: nämlich *Actäa rufopunctata*, 1849 in der Explorat. scientif. de l'Algérie von Lucas beschrieben und abgebildet, und die in unseren europäischen Meeren so gemeine Strandkrabbe: *Carcinus mänas*, im Indischen Ozean und im Roten Meer aber sehr selten und vereinzelt.

Eine dritte dem Westen angehörige Art habe ich erst im letzten Jahre durch Dr. med. Bannwarth in Kairo erhalten, der sie, wie er mir bestimmt versicherte, in Suez gefunden und mir zugesandt hat: die *Pe(i)rimela denticulata*, eine nach Cam. Heller 1863 selbst im Mittelmeer seltenere, nach M. Edwards 1834 auch in der Nordsee vorkommende Art. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Art durch den Suezkanal hereinkam; auffallend ist, daß gerade eine so seltene Art dieses Schicksal haben mußte. Es wäre überhaupt an der Zeit, daß hier, an dem Zusammenhang zweier Meeresgewässer, ein ständiger Beobachter und Sammler von seiten einer wissenschaftlichen Anstalt (Akademie) aufgestellt würde, der diese etwaige Faunenmischung eigens zu untersuchen hätte. Seit Conr. Keller 1882 „Die Fauna im Suezkanal“ und 1888 „Die Wanderung der marinen Tierwelt im Suezkanal“ (Zool. Anz.) ist meines Wissens keine eingehende Arbeit mehr hierüber erschienen. Auch in Suez selbst ist wenig gesammelt worden, da gerade hier die Umstände für das Sammeln ungünstiger sind als anderswo, z. B. in Tor, wegen Fehlens eines eigentlichen Küstenriffes und großer Kosten bei Benutzung eines Bootes.

II. System.

In der Systematik folgte ich hauptsächlich dem neueren Hauptschriftsteller über die indische Crustaceenfauna: Alcock in seiner „carcinological Fauna of India“ 1898 und 1899, in manchem auch Ortmann 1894 (Zool. Jahrb.), bin aber vielfach auch meine eigenen Wege gegangen. So kann ich mich nicht zu Alcock's Zweiteilung der Rundkrabben in solche ohne und mit Gaumengräten: *Hyperolissa* und *Hyperomerista* (entsprechend der Dana'schen Zweiteilung in Cancriden und Eriphiden) entschließen. Solche Zweiteilungen, die sich nur auf ein Merkmal beziehen, und dazu ein oft unvollkommenes und in derselben Gruppe unbeständiges, dazu nicht einmal immer leicht zu ermittelndes, wie die Gaumenleiste, sind immer künstlich.

III. Priorität.

Die bei unserer diesjährigen Tagung im Vordergrund der Erörterung liegende Prioritätsfrage ist für faunistische Werke von hervorragender Wichtigkeit, wie schon die jeder Art und Gattung voranzustellende Synonymik zeigt. Ich bleibe auf dem Standpunkt, daß die Priorität dem ältesten Autor gewahrt werden muß, wenn er in Wort oder Bild die betreffende Art oder Gattung unzweifelhaft gekennzeichnet hat. Dies gilt in unserem Fall, bei Lebewesen vom Roten Meer, ganz besonders von Forskål, meist auch von Savigny (bzw. Audouin) in dessen vortrefflicher „Description de l'Egypte“. Es hat mir stets zur großen Freude gereicht, schon bei der Bearbeitung meiner Fische und Korallen vom Roten Meer, Forskål'sche Namen wieder zur Geltung zu bringen, weit mehr, als wenn ich eine neue Art darbieten konnte. Und so ist es auch jetzt bei den Rundkrabben: z. B. *Trapezia bidentata* Forskål ist unzweifelhaft identisch mit *Trapezia ferruginea* Latreille, und muß die Priorität haben, obwohl der letztere Name zum allgemein gebräuchlichen, selbst in die Lehrbücher übergegangenen, geworden ist; Forskål hat nur ein jüngeres und ans Ufer geworfenes Exemplar vor sich gehabt. Ebenso habe ich seinen *Cancer tridentatus* als eine unzweifelhafte *Caphyra* erkannt, während noch dahingestellt bleiben muß, was sein *Cancer segnis* sein soll. Forskål gehört nicht zu den Schriftstellern, die, wie neuerdings vielfach geschieht, in der Suche nach alten Namen „ausgegraben“ werden, sondern er ist eine, wenn auch alte Autorität ersten Ranges.

IV. Wichtigere Merkmale.

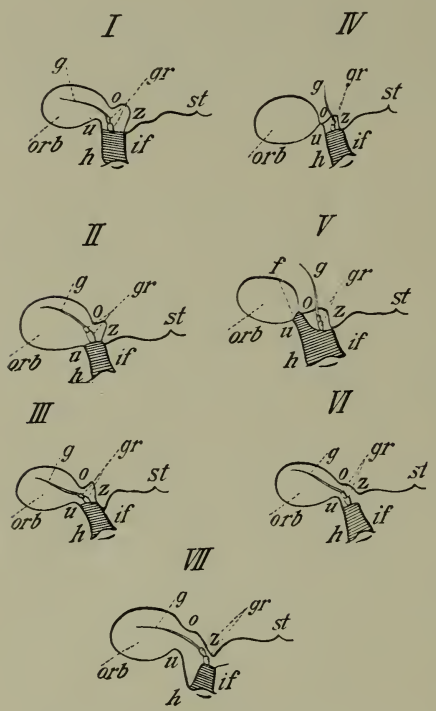
Ein bei den Rundkrabben besonders oft in Frage kommendes, wenn auch physiologisch wohl nicht sehr bedeutungsvolles Merkmal ist

A. Die Gestaltung, Einfügung und Anordnung der Außenfühler.

Es empfiehlt sich, um lange Beschreibungen, die sich oft wiederholen, zu vermeiden, hier einige kurze Bezeichnungen einzuführen.

a) Ihre Lage ist

aa) infraorbital: Fig. I. Das Hauptglied *h* der Außenfühler (eigentlich das zweite) ist derart in der „inneren Augenspalte" zwischen Infraorbitalzahn *u* bzw. dessen Basis und der des Innenfühlers *if* eingekeilt, daß es in die Augenhöhle *orb* nicht mehr hineinreicht, sondern jene Augenspalte wird in ihrem Endteil durch einige Grundglieder *gr* der Fühlergeißel *g* vollends ausgefüllt. Der Unteraugenhöhlenzahn *u* ragt dann über jenes Hauptglied *h* deutlich hinaus. Dies ist der häufigste Fall bei den Rundkrabben und besonders bei den Arten der Gattung *Actäa* von Wichtigkeit.



Bedeutung der Buchstaben in Fig. I—VII.

orb Augenhöhle (orbita), *h* Hauptglied des Außenfühlers, *if* Grundglied des Innenfühlers, *g* Geisel des Außenfühlers, *gr* Grundglieder dieser Geisel, *o* oberer Augenhöhlenzahn, *u* unterer Augenhöhlenzahn, *z* Stirnzäpfchen, *st* Stirnrand, *f* in Fig. V Fortsatz des Hauptgliedes des Außenfühlers.

bb) orbital: Fig. II. Das Hauptglied *h* der Außenfühler reicht bis in die Augenhöhle hinein, und ebenso liegt seine ganze Geißel *g* und *gr* in derselben. Der Unteraugenhöhlenzahn *u* ragt dann nicht hervor: ein nicht häufig vorkommender Fall, z. B. bei einigen Arten von *Actäa*.

cc) nahezu orbital: Fig. III. Das Hauptglied *h* der Außenfühler ist infraorbital, erreicht die *Orbita* aber doch nahezu, so daß der Unteraugenhöhlenzahn *u* noch ein wenig über den Vorderrand des Hauptgliedes vorragt. Es ist dies allerdings nur ein gradweiser Unterschied von aa, der aber bei seiner Häufigkeit kaum entbehrt werden kann als Merkmalsbezeichnung.

dd) extraorbital: Fig. IV. Die Außenfühler samt ihrer Geißel bleiben von der Augenhöhle ausgeschlossen, indem sich der Ober- *o* und Unteraugenhöhlenzahn *u* bis zum Verschluß nähern, der innere Augenwinkel also sich schließt: so bei *Trapezia*, *Rüppellia*, *Etisus*.

ee) Nur die Geißel ist extraorbital: Fig. V. Das Hauptglied *h* der Außenfühler ragt mittels eines Fortsatzes *f* in die Augenhöhle hinein und schließt dadurch die innere Augenspalte, während die weiter rückwärts entspringende Geißel *g* samt ihren Grundgliedern *gr* von der Augenhöhle ausgeschlossen wird: so bei *Etisodes* und vielen Schwimmkrabben.

b) Verhältnis des Außenfühlers zur Stirn.

α) Der Außenfühler ist frontal Fig. I—V. Sein Hauptglied *h* erreicht mit seinem Innenwinkel einen von dem äußeren Stirnläppchen nach unten herab sich ziehenden Fortsatz: das Stirnzäpfchen *z*, und zwar je nach den Arten bald in schmaler Berührung, Fig. I und II, bald in breiter, Fig. III: dieses Zusammenstoßen geschieht in weitaus den meisten Fällen.

β) Der Außenfühler ist subfrontal: Fig. VI und VII. Sein Hauptglied *h* ist kurz und erreicht jenes Stirnzäpfchen *z* nicht: so bei *Trapezia* und einigen *Pilumnus*; bei anderen *Pilumnus*-Arten berühren sich dieselben aber eben noch, und zwar in kurzer Berührung, ähnlich wie in Fig. I.

c) Verhältnis des Außenfühlers zu der inneren Augenspalte.

In weitaus den meisten Fällen ist das Hauptglied *h* des Außenfühlers in der inneren Augenspalte eingekeilt zwischen dem unteren Augenhöhlenzahn *u* und der Basis der Innenfühler *if*, wie in Fig. I—VI: *„Antennae incuneatae“* nach Strahl 1861.

Seltener, wie bei einigen wenigen Arten von *Pilumnus* ist jenes Hauptglied *h* wenigstens nach außen, mit dem Basalteil des Unteraugenhöhlenzahns *u* nur locker verbunden, von demselben abstehend: sie liegen frei, Fig. VII *„antenae liberatae“* nach Strahl 1861. Bei den Grapsiden zeigt sich dieser Fall dann in noch höherem Maße.

B. Gestaltung der Fingerspitzen am Scherenfuß.

Eine viel umstrittene Frage ist, ob man die Rundkrabben mit Höhlung am Ende der Finger von denen mit spitzen oder stumpfen Fingerenden trennen und danach Arten und selbst Gattungen unterscheiden solle und könne. Dana hat danach je

zwei Parallelreihen gegründet, sowohl bei seinen Carciniden als bei den Eriphiden, und solche oft durch besondere Endungen bezeichnet, wie *Actäa* und *Actäodes*, *Carpilius* und *Carpilodes*. Die meisten späteren Autoren haben dies als Unterscheidungsmerkmal wegen vielfacher Übergänge ganz verworfen. Ich bin aber mit Paulson zu der Ansicht gekommen, daß man die Arten mit deutlich ausgehöhlten und zugleich ringsum gerandeten, als hufförmig zu bezeichnenden Fingerspitzen von den nur undeutlich ausgehöhlten, mehr einseitig gerandeten, als löffelförmig zu bezeichnenden, unterscheiden müsse, da erstere keine Übergänge zu den spitzen oder stumpfen zeigen und für ganze Abteilungen, wie *Chlorodius*, *Leptodius*, charakteristisch sind.

C. Habitus.

Für den Habitus bestimmend sind: Die Art und der Grad der Wölbung des Rückenschildes (ob nach allen Seiten gewölbt oder streckenweise verflacht), die verhältnismäßige gegenseitige Länge des vorderen und hinteren Seitenrandes und deren Beschaffenheit (ob stumpf, grätenartig, bedornt, gekrümmt), die Struktur des Schildes und Skeletts (ob glatt, höckrig, porig, nackt oder behaart), das Verhältnis von Breite zur Länge des Schildes und die Breite der Stirn, wobei ich als Maßstab immer die Länge des Schildes nehme, nicht die sehr wechselnde Breite desselben. Die Stirnbreite gestattet nach Alcock, große Abteilungen auseinander zu halten, wie die Xanthinen und die breitstirnigen Chlorodinen, wobei die Actäinen in der Mitte liegen. Wegen mannigfacher Übergänge in dieser Hinsicht beschränke ich dieses Merkmal auf die engeren Abteilungen der Chlorodioiden und Leptodioiden, sowie der Etisinen, bei denen es besonders auffällig ist.

D. Andere Merkmale.

Andere Merkmale, welche weniger für den Habitus, als für die nähere Bestimmung der Arten und Gattungen, oft auch größerer Abteilungen Wert haben, sind: die Gegenden und Felder des Rückenschildes, für welche ich, hauptsächlich der Kürze wegen, die bekannte Buchstabenbezeichnung nach Dana annehme, wie *L*, *M*, *P* usw., an welche man sich bald und gern gewöhnt. Ferner: die Gestalt des Stirnrandes (ob gerade oder geschwungen oder gezahnt) und Orbitalrandes (mit oder ohne Einschnitte und Läppchen, starkes oder schwächeres Hervortreten des Supra- und

Infraorbitalzahns oder -lappens), Einbuchtung zwischen eigentlicher Stirne und oberem Orbitalrand, welche zur Einlegung der Geißel der Außenfühler dient, zu der Länge dieser Geißel in Beziehung steht und daher in verschiedener Weise und verschiedenem Grade ausgebildet ist. Endlich die Gestalt des Merus des 3. Kieferfußes (3. Gnathomerus von mir genannt), insbesondere seines Vorderrandes, welcher sehr oft eine Einbuchtung zeigt, welche dem Ausfluß des geatmeten Wassers einen leichteren Weg gestattet und welche sich manchmal, wie bei den Oziinen, zu einem Loch gestaltet, indem ihm eine Ausbuchtung des vorderen Mundrandes entgegenkommt. Die älteren Autoren zogen, nach De Haan's Vorgang, auch die übrigen Kieferfüße zur Beschreibung heran, was jetzt allgemein verlassen ist.

Wertvoll sind auch die an den Füßen, besonders den Scherenfüßen, wahrzunehmenden Merkmale: die Gestaltung derselben und ihrer einzelnen Glieder. Am Arm oder Merus der Scherenfüße kann die Form der Häutungsplatte, deren Nähte sich bei der Häutung lösen, als gutes Merkmal herangezogen werden. An dem Tarsus oder Klauenglied (*Dactylopodit*) der Schreitfüße macht sich zuweilen, z. B. bei *Chlorodius*, eine „Nebenklaue" bemerklich, indem einer der letzten Dornen des Unterrandes vergrößert ist.

V. Altersunterschiede.

Wie bei den Spitzkrabben sind auch bei den Rundkrabben alle Vorragungen, wie Dornen, Stacheln, in der Jugend im allgemeinen spitziger, im Alter, besonders bei Männchen, stumpfer und verschwinden oft bis zur Ausglättung. Daher ist in dieser Beziehung Vorsicht nötig bei Aufstellung und Beschreibung der Arten. Auch hat man schon größere Schmalheit des Rückenschildes bei Jungen beobachtet. Sehr gut hat diese Unterschiede Paulson bei *Chlorodius niger* dargestellt. Aus der Stumpfheit des vorderen Seitenrandes des Schildes, wie bei *Carpilius*, *Liomera* im Gegensatz zu einem dornigen Seitenrand, wie bei *Xantho*, hat man schon auf ein größeres phylogenetisches Alter der letzteren gegenüber den ersteren schließen wollen. *Xantho* wäre also z. B. phylogenetisch älter, weil dornig am Seitenrand. Durch Abstumpfung der Dornen und Verschwinden derselben entstanden so die späteren Formen(?). Immerhin ist die Zahl, Anordnung und Ausbildung der dornigen Vorragungen von Wichtigkeit bei Bestimmung der Arten.

VI. Geschlechtsunterschiede.

Wie bei allen Krabben, haben auch hier die Weibchen ein viel breiteres Abdomen (oder Schwanz), was mit dem Alter, besonders mit der Geschlechtsreife, zunimmt. Die Männchen mit schmalem Schwanz zeichnen sich außerdem meistens, aber nicht immer, durch eine Verringerung der Zahl der Schwanzsegmente aus, indem einige der ursprünglichen (bei Männchen und Weibchen) sieben Segmente miteinander verschmelzen, meist das 3.—5. Glied, so daß fünf noch deutlich getrennte Segmente bleiben. Einige Arten aber machen eine Ausnahme: so hat das Männchen von *Carpilius*, abweichend von anderen nahe verwandten Formen, wie *Liomera*, sechs Segmente, *Tetralia* sieben gegenüber von der nächstverwandten *Trapezia* mit fünf Segmenten. Durchgehend sieben Segmente hat das Abdomen des Männchens von *Pilumnus* und *Actumnus*.

Die von mir schon bei den Spitzkrabben erwähnte Schließvorrichtung zwischen Schwanz und Sternum findet sich auch bei den Rundkrabben. Bei den Männchen zeigt sich am Sternum zwischen dem letzten und vorletzten Segment des Sternum dicht am Außenrand seiner mittleren Vertiefung ein Knötchen, welchem am Abdomen ein Grübchen an seinem vorletzten Segment gegenübersteht, und die ineinander sich fügen und einschnappen, wie bei modernen Handschuhknöpfchen. Bei Jungen und Unreifen wird das Abdomen so fest mit dem Sternum verbunden, daß die Lösung kaum möglich ist.

Bei den Weibchen befindet sich ein ähnliches, aber nicht immer deutliches Knöpfchen, mehr hinten in der Mitte des Sternum, jederseits neben der Mittellinie.

Endlich haben die Männchen meist stärkere und längere Scheren und Scherenfüße als die Weibchen, und die dunkle Färbung des Unterfingers greift hier oft auf die Hand über.

VII. Variabilität.

Auch hier gilt die allgemeine Regel, daß Arten, die in großer Häufigkeit und Individuenzahl vorkommen, besonders variabel sind. So *Leptodius exaratus*, von dem Kossmann bei 2000 Exemplaren die Varietäten in Form und Farbe aufgezeichnet hat. Doch geht man hierbei oft auch zu weit, wie der eben genannte Autor, der z. B. bei den *Trapezia*-Formen fast nur Varietäten sucht, wo man sehr gute Arten unterscheiden kann.

VIII. Ernährung.

Die Rundkrabben dürften, wie andere Krabben und Krebse, Fleisch- und Aasfresser sein; worüber aber Einzelbeobachtungen fehlen. Die Verkleinerung der Nahrung kommt wohl hauptsächlich dem Kieferapparat mit seinen drei Kiefern und drei Kieferfüßen zu. Aber auch die Scheren dienen nicht allein zur Ergreifung der Nahrung, wie dies wohl bei fehlender oder spitziger Bezahnung derselben der Fall ist. Sind diese Zähne aber stumpf, stark und mahlzahnartig, so dienen sie offenbar auch zur Zermalmung von härterer Beute, wie Schneckenschalen und Crustaceenpanzern. Die Scheren mit gehöhlten, besonders hufförmigen Fingern sind wohl zur Entnahme breiiger Nahrung bestimmt.

IX. Bewegung.

Die Rundkrabben, abgesehen von den Schwimmkrabben, sind meist unbehende, träge Tiere, die mehr auf das Verstecken, als auf das Laufen angewiesen sind. Sie leben fast durchaus in der Litoralzone, besonders der rauhen Korallenklippe, wo sie, gegen die Brandung geschützt, sich in Klüften, Spalten, unter Steinen festhalten. Zu diesem Zweck sind sie vorzüglich darauf eingerichtet, einen möglichst kleinen Raum einzunehmen, indem sie ihre Glieder aneinanderlegen, daß sie nur wenig unter dem Rückenschild hervorragen: die Flächen der Arme und auch der übrigen Glieder ihrer Scherenfüße schmiegen sich der unteren Fläche des meist verbreiterten Schildes an und werden konkav, wenn die Unterseite des Schildes konvex ist, andermal flach, wo jene wenig gewölbt ist, und da, wo Arme und die untere Schildfläche sich berühren, finden sich gewöhnlich Haare zur Minderung der gegenseitigen Reibung. Auch die Femora (Merus) der Schreitfüße legen sich unter den Schild und aneinander an, nur der hinterste bleibt frei, und das Knie, d. h. das Gelenk zwischen Merus und Carpus, steht vor, am Scherenfuß auch der Carpus selbst, während die auf das Knie folgenden Glieder wieder so umgebogen sind, daß sie von oben nicht sichtbar sind. Nur bei den Formen mit schmalem Rückenschild, wie *Trapezia* (s. u.), stehen die Glieder, auch der größte Teil des Arms und die Femora der Schreitfüße seitlich am Schild weit vor, in welchem Falle es sich aber auch nicht so um Verstecken handelt. Zum Festhalten dienen die meist spitzigen Krallen, welche sich so fest einsetzen, daß eine gewaltsame Loslösung Schwierigkeit macht (daher z. B. der Name *tenax* bei der Gattung *Rüppellia*); ferner die Zähne und Dornen

an dem vorderen Seitenrand des Schildes, die Höckerdornen und Rauhigkeiten an der oberen Fläche des Schildes, und zur Verhinderung des Abgleitens die Filzbekleidung und die Dörnelungen an den 1—2 Endgliedern der Schreitfüße.

Zum Klettern sind die Rundkrabben weniger geeignet als die Grapsiden, nur die Trapezien haben stumpfe borstige Klauen, womit sie an der weichen lebenden Substanz der Korallen zwischen den Ästen derselben auf und ab klettern, ohne sie zu verletzen.

„Sperrgelenke" habe ich keine gefunden.

Die Schwimmkrabben, wozu auch *Carcinus mänas* zu rechnen ist, haben, ähnlich den Wasserschildkröten, einen ziemlich flachen Rückenschild, auch vorstehende Seitenrandzähne und am Hinterfuß ein verbreitertes ruderartiges Endglied. Dennoch sind sie, nach meinen Beobachtungen, keine eigentlichen pelagischen Tiere, die sich weit in das offene Meer hinauswagen könnten, sondern leben mehr am sandigen Ufer, wie die Strandkrabben (*Carcinus mänas*), oder im Hafen und lassen sich von den Wellen der Brandung treiben.

Trotz ihrer Neigung zum Verstecken zeigen die eigentlichen Rundkrabben meist keine ausgesprochene Nachahmung der Umgebung; nur wenige sind dem Gestein der Klippen in Form und Farbe ähnlich, die meisten haben lebhafte Farben. Die Arten von *Pilumnus* gleichen durch ihre lange Behaarung Schwämmen, oder durch Ansammlung von Sand und Schlamm zwischen den Haaren dem Schlamm oder der Klippenfläche.

X. Spezielle Eigentümlichkeiten.

1. *Carpilius* (*convexus*) hat, im Gegensatz zu naheverwandten Formen, wie *Liomera*, *Carpilodes*, erstens ein sechsgliederiges ♂ Abdomen, wie schon oben erwähnt wurde, zweitens im Gegensatz zu allen anderen Rundkrabben eine Verwachsung des Trochanter mit dem Arm (wie ich schon in meiner vorjährigen Arbeit über die Gliederung und Gelenke der Decapoden S. 136 angezeigt habe).

2. *Actäa speciosa* hat am ersten Schreitfußpaar statt einer Klaue eine mit Borsten dicht besetzte Bürste, welche an einen Putzfuß bei den Insekten erinnert, sowohl bei Jungen als bei Alten. Damit verwechselt wurde offenbar eine andere, aber kleine Art, die ich *Actäa nana* nenne, welche stets eine deutliche Klaue, von wenigen Börstchen umgeben, zeigt und nicht etwa die Jugendform der ersteren ist, da sie auch andere Unterscheidungsmerkmale hat.

3. *Tetralia glaberrima* (s. *cavimana* Hell.) hat am Grund der größeren Hand eine tiefe, runde, von Haaren umgebene und ausgekleidete Grube. Sie ist schon von Heller 1861 gefunden und von Paulson 1875 näher untersucht und abgebildet worden. Zwischen den Härchen der Grube wird die Cuticula von feinen, geraden Kanälchen durchzogen, welche von der Matrix ausgehen und an der Fläche der Grube münden. Das Organ dürfte also eine Drüse sein, deren Bedeutung und feinerer Bau noch weiter zu erforschen wäre.

4. *Hypocölus sculptus*, eine ansehnliche, schon in der Description de l'Egypte von Savigny vortrefflich abgebildete Art, hat jederseits an der Unterfläche des Schildes, in der Pterygostomialgegend, eine ovale, große, geräumige Grube mit nacktem glattem Grund. Über die Bedeutung derselben sprechen sich die Autoren nicht aus. Ich besitze nur zwei Weibchen und dachte daher an einen Brutraum, die Autoren hatten aber beide Geschlechter mit der Grube vor sich. Auch diese merkwürdige Bildung verdiente weitere Beobachtung und Untersuchung; frische Exemplare wären nicht unschwer zu erhalten, da die Art nicht selten ist und sogar bei Suez vorkommt, woher ich ein Exemplar von Dr. Bannwarth in Kairo neuerdings erhalten habe.

5. *Trapezia* zeigt Eigentümlichkeiten in der Gestaltung des Armes des Scherenfußes. Bei der Schmalheit des Rückenschildes ragt der Arm, wie oben erwähnt, weit über die Seiten des Rückenschildes vor. Trochanter und Hüfte sind schmal und klein. Dann folgt ein kurzer, aber breiter, fast quadratischer Arm, der, zumal an der oberen Fläche, einen durch eine Leiste scharf abgesetzten, vertieften, proximalen Teil zeigt, welcher auch durch eine quadratische Häutungsplatte gekennzeichnet ist, während der größere distale Teil an seiner äußeren und unteren Fläche gewölbt und gegen den Innenrand hin, der gewöhnlich mit Zähnen besetzt ist, stark verflacht ist. Der Arm erscheint so, gegenüber dem anderer Rundkrabben, wie nach einwärts gedreht. Von der Stumpfheit der Klauen war schon oben (S. 342) die Rede.

6. Eine der merkwürdigsten Eigentümlichkeiten findet sich bei den Polydectinen, einer den Trapezien verwandten Abteilung, mit den Gattungen *Polydectes, Lybia* und *Melia*, kleinen, zarten Krabben. Alle diese tragen stets zwischen den mit rechenartigen Zähnen besetzten Fingern ihrer zarten Scheren eine kleine lebende Aktinie. Es liegt hier ein ähnliches Verhältnis vor, wie zwischen dem Einsiedlerkrebs *Pagurus* und der mit ihm in Symbiose lebenden auf die bewohnte Schneckenschale aufgesetzten *Adamsia* bzw.

Calliactis. Wie dort, bedient sich wohl die Krabbe *Polydectes* oder *Melia* der Aktinie, um durch die Nesselfäden derselben, vergleichbar dem Perseus mit dem Medusenhaupt, die Beute oder etwaige Feinde zu betäuben oder abzuschrecken, nur daß es hier weniger ein symbiotisches, als ein gewalttätiges Verhältnis ist; denn die kleine Aktinie wird zwischen den Rechenzähnen der Krabbe arg eingeklemmt und gequetscht. Schon Möbius und Richters 1880 haben diese Dinge gesehen, beschrieben und abgebildet und ich habe sie auch vielfach beobachtet und nach dem Leben abbilden können.

Herr Dr. H. Erhard (München):

Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei *Helix pomatia* nebst Bemerkungen über seine Bedeutung bei Wirbellosen im allgemeinen.

Während von botanischer Seite aus die physiologisch-chemischen Veränderungen an den Pflanzen sehr genau erforscht sind, hat man in Zoologenkreisen in der Regel das Studium der Stoffwechselvorgänge der Tiere den Physiologen überlassen, die mit wenigen Ausnahmen, unter denen besonders Biedermann und Weinland hervorragen, ihre Aufmerksamkeit fast ausschließlich dem Menschen und den Säugetieren und dem Frosch zuwandten. So kommt es, daß wir über die wichtigsten Fragen hierüber bei Wirbellosen noch vielfach im unklaren sind. Dabei ist die chemische Physiologie hier nicht nur berufen, manches Ergänzende und Erklärende den klassischen morphologischen, systematischen und biologischen Studien und Monographien unserer Altmeister hinzuzufügen und so unser Arbeitsgebiet bedeutend zu erweitern, sie kann auch gerade auf diesem Gebiet Fragen der größten praktischen Bedeutung für den Menschen lösen, indem sie allgemeine Stoffwechselfragen am einfacheren wirbellosen Tier löst, die am komplizierteren Säugetier vom Physiologen bisher nicht enträtselt werden konnten.

Die Bedeutung einer dieser Fragen, der Glykogenfrage, erhellt aus folgenden Tatsachen: Das Glykogen trennt chlorophyllhaltige Pflanzen einerseits von chlorophyllosen Pflanzen, Bakterien und Tieren andererseits, indem es ersteren stets fehlt, bei letzteren häufig vorkommt. In der ganzen Tierreihe, ausgenommen die Spongien, Cölenteraten und Echinodermen, beobachtet man es als wichtigsten Reservezucker. Von Interesse ist, daß es unter den es sonst reichlich speichernden Mollusken nur bei *Aplysia* fehlt

(Rohmann [1])), und auch bei den Cephalopoden scheint es auffallenderweise zu fehlen (Henze [2])). An prozentualer Menge spielt es bei parasitischen Würmern die größte Rolle. Für *Tänia* wurden bis 50 %, für *Ascaris* bis 34 % der Trockensubstanz des Gesamttieres an Glykogen angegeben. Zu den bedeutsamsten Ergebnissen der allgemeinen Biologie gehört, daß nach Weinland [3]) *Ascaris*, anaërobiotisch lebend, Glykogen in Valeriansäure und Kohlensäure vergärt, eine der bakteriellen Buttersäure- oder Alkoholgärung durchaus entsprechende „tierische Gärung". Wichtig ist auch, daß der Hauptbestandteil des Arthropodenchitins, das Glukosamin, wie schon Claude Bernard [4]), Vitzou [5]) und Kirch [6]) vermutet und Weinland [7]) dann bewiesen hat, vom Glykogen, bzw. dessen Spaltprodukt, dem Traubenzucker, gebildet wird.

Über mein engeres Thema, das Glykogen in der Weinbergschnecke, existieren vornehmlich zwei Arbeiten, von Barfurth [8]) und Biedermann-Moritz [9]). Beide Arbeiten vereinigen in unübertrefflicher Weise histologische Methode mit physiologisch-biologischer Betrachtungsweise.

Diese Arbeiten waren mir vorbildlich bei meinen histologischen Untersuchungen der wichtigsten Organe der Schnecke, die ich im Verein mit meinem Freunde Dr. Zieglwallner [10]) in München vornahm. Dazu führte ich allein noch quantitativ physiologisch chemische Bestimmungen aus, durch die die histologischen Befunde nachkontrolliert werden sollten. Endlich sollten durch künstliche Fütterungen mit Fetten, Mono- und Disacchariden einige für die Zuckerbildung im allgemeinen interessante und bisher teilweise unbekannte Momente geklärt werden.

Die Bedeutung des Glykogens bei der Weinbergschnecke erhellt aus seiner Verbreitung in fast allen Organen; nur in der finger-

---

[1]) Centralbl. f. Physiol. 1899, Bd. XIII, und Salkowski-Festschrift, 1904.

[2]) Zeitschrift f. physiol. Chemie, 1905, Bd. XXXXIII u. Bd. LV, 1908.

[3]) Zeitschrift für Biologie, Bd. XLII.

[4]) Cl. Bernard, Leçons sur les phénomènes de la vie. Paris. 1879. T. II.

[5]) Arch. d. Zool. expér. T. X. 1882.

[6]) J. B. Kirch, Das Glykogen in den Geweben des Flußkrebses. Inaug.-Diss. Bonn 1886.

[7]) Zeitschr. f. Biolog., Bd. XLIX.

[8]) Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXV, 1885.

[9]) Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. LXXV, 1899.

[10]) Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. u. f. mikr. Technik, Bd. XXVIII, 1911 (enthält die histologische Technik).

förmigen Drüse und der Eiweißdrüse scheint es regelmäßig zu fehlen. Mit Barfurth [1]) konnte ich es selbst in den Ganglienzellen histologisch nachweisen. In diesen ist es in der ganzen Tierreihe außerdem nur ein einziges Mal normalerweise, bei *Piscicola*, einem parasitischen Hirudineen, gefunden worden (Erhard [2]) [3])). Dazu kommt seine beträchtliche quantitative Menge.

Dies gilt von wohlgenährten Salat-gefütterten oder im Sommer nach Regen gefangenen Schnecken. Bekanntlich nehmen die Tiere nur in feuchten Zeiten Nahrung auf. Von den zu diesen Zeiten aufgestapelten Reservestoffen, die zu überwiegender Menge aus Glykogen, daneben auch Fett, bestehen, zehren sie während trockener Perioden. Um die Verdunstung zu verhindern, ziehen sie sich ganz in ihr Gehäuse zurück, das sie mit einem Eiweißhäutchen verschließen. Dabei verfallen sie in einen lethargischen Zustand, der dem im Winterschlaf ähnlich ist. Wahrscheinlich werden die Stoffwechselvorgänge dabei in ähnlicher Weise herabgesetzt, wenigstens entspricht die wöchentliche Gewichtsabnahme der Tiere dabei etwa der eingedeckelter Wintertiere. Das Glykogen, das nach den meisten Autoren schon in 2—3 Wochen so zum Schwinden gebracht sein soll, konnte ich gleich dem Fett erst nach 5—6 Wochen histologisch nicht mehr nachweisen. Zuletzt schwindet es im Bindegewebe, so z. B. dem der Leber, und die allerletzten Spuren lassen sich stets um die Ausführgänge der Zwitterdrüse nachweisen.

Füttert man solche fünf Wochen lang dem Hungerzustand unterworfene Tiere, die man täglich durch Wässern aus ihrem Ruhezustand erweckt, dann mit Salat, so läßt sich das erste Auftreten von Glykogen studieren. Es erscheint zuerst im Darm und in allen Bindegewebszellen des Körpers fast gleichzeitig, etwa sechs Stunden nach Beginn der Fütterung; kurz darauf, von der siebenten Stunde an, auch in den übrigen Glykogen-führenden Zellen.

Für den Winterschlaf, der in unseren Gegenden von November bis Mai dauert, beladen sich die Tiere mit Reservestoff. Außer Fett, das reichlich besonders in Leber und Zwitterdrüse abgelagert wird, findet sich sehr viel Glykogen.

Über das Mengenverhältnis des Glykogens während des Winterschlafs gehen die Angaben auseinander. Biedermann und Moritz [4]) fanden nach histologischen Befunden an der Leber eine gleichmäßige

[1]) Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXV, 1885.
[2]) Biolog. Centralbl., Bd. XXXI, 1911.
[3]) Arch. f. Zellforsch., Bd. VIII, 1912.
[4]) Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. LXXV, 1899.

Abnahme, Zieglwallner und ich[1]) histologisch an den meisten Organen eine Abnahme mit einigem Fluktuieren, ich fand nach chemisch quantitativen Bestimmungen am Gesamttier eine fast gleichmäßige Abnahme, dagegen Schöndorff[2]) chemisch quantitativ am schalenlosen Tier nach einer eben erschienenen vorläufigen Mitteilung eine Konstanz ohne Abnahme bis in den Februar und im März eine Abnahme. Ich begnüge mich hier mit dieser Nebeneinanderstellung, da man eine Entscheidung doch nur nach Einblick der Arbeitsmethoden und Tabellen, die hier nicht vorgetragen werden können, fällen kann. Auch die Art der Behandlung der Wintertiere dürfte von Einfluß sein. Schöndorff[3]) hielt sie im Keller bei 8°, die meinigen waren im ungeheizten, zum Teil beträchtliche Temperaturschwankungen aufweisenden Zimmer gehalten.

Hammarsten[4]) fand bei frisch gedeckelten *Helix pomatia* im September und Oktober 1,7 % Glykogen in der frischen Jecur, Ende März nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf, den die Tiere in einem nicht geheizten Zimmer durchgemacht hatten, nur noch 0,4 % Glykogen in der frischen Leber. Bei Schnecken, die in wärmerer Umgebung überwintert hatten, konnte Barfurth[5]) kein Glykogen mehr in der Leber auffinden.

Jedenfalls hat das von uns beobachtete auffallend langsame Schwinden des Glykogens im Verein mit diesem Schwanken Zieglwallner und mich schon vor einem Jahr auf den Gedanken gebracht, es könnte im Körper der Schnecke das Glykogen sich neu auf Kosten anderer Reservestoffe bilden.

Damit kommen wir zu einem Problem der allgemeinen Physiologie. Daß Fett, Eiweiß und Kohlehydrate sich gegenseitig in gewissem Sinne vertreten können, ist bekannt. Daß Fett aus Eiweiß sich bilden kann, ebenso. Daß aus Kohlehydraten Fett entstehen kann, gleichfalls, nicht aber ob aus Fett Kohlehydrate hervorgehen können. Wegen der eminenten Bedeutung gerade der letzten Frage für die praktische Medizin hat eine Menge Autoren sich ihrem Studium gewidmet. Das Ergebnis der ausschließlich an Wirbeltieren gemachten Untersuchungen hat wegen der hier zahlreichen Fehlerquellen und technischen Schwierigkeiten, deren Aufzählung mir hier erspart sei, zu keinem endgültigen Resultat

---

[1]) Zeitschr. f. Biol., 1912 (erscheint demnächst).
[2]) Arch. f. d. ges. Physiol., 1912.
[3]) Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 1912.
[4]) Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. XXXVI, 1885.
[5]) Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXV, 1885.

geführt. Bezeichnend ist, daß der beste Kenner des Glykogenstoffwechsels, Pflüger, der selbst glaubte, den Beweis erbracht zu haben, kurz vor seinem vor zwei Jahren erfolgten Tod seine Ansicht zurücknahm.

Der Umstand, daß Hungerschnecken annähernd fett- und glykogenfrei sind, macht sie für solche Untersuchungen geeigneter als Wirbeltiere, bei denen diese Voraussetzungen nicht zutreffen.

Bei Verfütterung von Olivenöl, dem einzigen Fett, das aufgenommen wurde, konnten wir im mikroskopischen Bild eine beträchtliche Zunahme von Glykogen wahrnehmen. Nach siebenstündiger Fütterung verblassen die Fettkörnchen, färben sich mit der roten Best'schen Glykogenfärbung erst rosa und verschmelzen dann zu den typischen leuchtend roten Glykogenschollen.

Das Fett besteht bekanntlich aus zwei Komponenten, dem Glyzerin einerseits, den drei Fettsäuren (Oleinsäure, Stearinsäure und Palmitinsäure) andererseits.

Für das Glyzerin ist Kohlehydratbildung besonders durch Cremer[1]) [2]) erwiesen. Unsere eigenen Fütterungen haben sehr große Glykogenmengen nach Glyzerinfütterung ergeben. Dabei ist von Interesse, daß Emil Fischer[3]) synthetisch ein Aldehyd des Glyzerins, die Glyzerose, erhalten hat. Durch Vereinigung zweier Glyzerosemoleküle erhalten wir aber einen gewöhnlichen 6 C-Zucker, durch dessen Polymerisation der Körper bekanntlich Glykogen aufbauen kann.

Ob diese Synthese hier im Tierkörper ebenso oder ähnlich verläuft, wissen wir nicht. Jedenfalls ist von allgemeinster biologischer Bedeutung, daß durch den Beweis dieser tierischen Synthese von neuem das alte, längst unhaltbare Dogma: Die Pflanze baut auf, das Tier baut ab, gebrochen ist.

Die Fütterungen mit Palmitin- und Oleinsäure ergaben nur ganz minimale, wohl innerhalb der Fehlergrenzen liegende Glykogenmengen. Nach Stearinsäurefütterung dagegen zeigten die Tiere quantitativ nicht geringe Glykogenanhäufung. Über die Art der Umwandlung, besonders über die Gründe des Unterschieds der Stearinsäure mit der nahestehenden Palmitinsäure, fehlen uns alle chemischen Vorstellungen.

Über die allgemeine Tragweite dieser Ergebnisse möchte ich mich, nicht nur deshalb, weil ich selbst die Versuche noch nicht

---

[1]) Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Jahrg. 1902.

[2]) Jahresber. f. Tierchemie, Bd. XXXIII, 1903.

[3]) Berichte d. deutsch. chem. Gesellsch., Jahrg. XXIII, 1890.

abgeschlossen habe, sondern auch weil solch allgemeine Stoffwechselvorgänge doch nicht immer einheitlich im Tierreich erfolgen, sehr zurückhaltend äußern.

Da im Haushalt der Schnecken die Zucker eine große Rolle spielen, wurde auch noch der Einfluß der Zucker der 6 C-Reihe, der sogenannten Monosaccharide Traubenzucker, Fruchtzucker, Mannose und Galaktose untersucht. Nicht nur Traubenzucker, dessen glykogenbildende Wirkung bei Wirbellosen bereits durch Weinland [1]) und andere bewiesen war, bewirkte Auftreten dieses Polysaccharids, sondern auch alle anderen Zucker.

Von den Zuckern mit 12 C wurde von mir Milchzucker gewählt, weil seine direkte glykogenbildende Wirkung ohne vorherige fermentative Spaltung nach Beobachtungen am Säugetier bisher bestritten war. Er führte nach der histologischen wie physiologischen Bestimmung zu bedeutender Glykogenanhäufung. Ob Milchzucker direkt Glykogen bildet oder erst vorher durch ein Ferment unter Wasseraufnahme in je ein Molekül Traubenzucker und Galaktose gespalten wird, was als sehr wahrscheinlich anzusehen ist, soll nicht entschieden werden.

Diese vorläufigen Ausführungen, die natürlich mit eingehenden Tabellen und Zahlenreihen belegt werden können, beziehen sich auf ein ganz enges Gebiet der so mannigfaltigen Stoffwechselfragen, für deren Studium uns durch Biedermann's eben erschienenen Artikel im „Handbuch der Physiologie“ und Weinland's Artikel im „Handbuch der Biochemie“ unvergleichliche Werke entstanden sind.

Ich werde versuchen, den Unvollkommenheiten und Fehlerquellen meiner Versuche weiterhin nachzuspüren, denn, wie von jedem Zweige der Naturwissenschaften, gilt auch von der chemischen Physiologie der Satz: Der Zweifel bildet den ersten Anstoß zu neuem Forschen und neuer Erkenntnis.

Herr Dr. Huth (Berlin):

Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Herr Prof. Jaekel (Greifswald):

Bericht über die Dinosaurierfunde bei Halberstadt.

(Manuskript nicht eingegangen.)

---

[1]) Zeitschr. f. Biol., Bd. XLIII.

Herr Prof. H. Scupin (Halle):

Welche Ammoniten waren benthonisch, welche Schwimmer?

Die Ansichten über die Lebensweise der Ammoniten wie überhaupt der schalentragenden Cephalopoden sind bekanntlich keineswegs geklärt. Sehr verstreut finden sich verschiedenartige Meinungsäußerungen und nur gelegentlich konnten an einem oder dem anderen Stücke Beobachtungen gemacht werden, die einen Einblick in dieser Beziehung gestatteten. Auch in folgendem wird die oben aufgeworfene Frage keine auch nur einigermaßen befriedigende Antwort erfahren, sie soll hier nur von einem anderen Gesichtspunkt betrachtet werden, und es soll erörtert werden, inwieweit vielleicht auf morphologischer Grundlage Vermutungen ausgesprochen werden können. Ich bin mir wohl bewußt, daß es bedenklich ist, ohne Kenntnis der Weichteile des Tieres Schlüsse auf die Lebensweise desselben zu ziehen, doch muß es dem Naturforscher gestattet sein, da, wo die Aussichten so gering sind, je eine einwandfreie Behauptung aufstellen zu können wie in diesem Falle, wenigstens Erwägungen Ausdruck zu geben, die vielleicht zu weiteren Beobachtungen in dieser Richtung veranlassen, auch auf die Gefahr, daß sie durch letztere nicht bestätigt werden.

Während man früher wohl meist die Ammoniten als freie Schwimmer auffaßte, machte Joh. Walther geltend, daß der am meisten für einen Vergleich in Betracht kommende lebende *Nautilus pompilius* eine benthonische Lebensweise führe[1]), eine Tatsache, die übrigens schon in recht alten Berichten[2]) erwähnt wird, aber nicht immer genügende Beachtung gefunden hat. Die große Menge der nach dem Tode des Tieres pseudoplanktonisch vertriebenen Nautiliden- und auch Spirulaschalen, wie sie sich an den Küsten der indopazifischen Meeresprovinz, also weit über den Lebensbezirk der Tiere hinaus, angetrieben finden, veranlaßte ihn dann bekanntlich weiter zu dem Schlusse, daß auch für die Ammoniten dasselbe gelte, daß auch die Mehrzahl dieser Tiere benthonisch gewesen sei und in einem verhältnismäßig engen Lebensbezirk gewohnt habe, während die Schalen der toten Tiere, getragen durch die Luftkammern, durch Meeresströmungen verfrachtet worden seien, so daß auch ebenso wie bei *Nautilus* und *Spirula* ihre Verbreitung unabhängig

---

1) Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft, II. — Die Lebensweise der Meerestiere, S. 512.

2) Vgl. Brehms Tierleben. 3. Aufl. S. 289.

von der Fazies und der Meerestiefe sei. Übrigens bestreitet Walther nicht, was in der gegen seine Auffassung gerichteten Polemik mitunter übersehen wird, daß eine Cephalopoden-führende Ablagerung auch einer ursprünglich dort wohnhaften Form entsprechen könne. Doch meint er, daß unvermittelt auftretende Formen zunächst als verfrachtet anzusehen seien, bis sich für diese Auffassung Schwierigkeiten bieten.

Wenn Walther hierbei auf die allgemeine, weltweite Verbreitung mancher Ammonitenarten und der leitenden Horizonte hinwies, so hat Kossmat [1]) demgegenüber betont, daß der Verbreitungsbezirk keineswegs immer so umfassend sei, wie man annehme, und daß z. B. in der indischen Kreide eine Reihe bekannter europäischer Formen nur durch nahverwandte Arten vertreten würden, die dann aber in derselben Reihenfolge übereinander liegen, wie ihre Verwandten in Europa. Wenn nun ja auch hinsichtlich der Artbegrenzung das persönliche Ermessen eine große Rolle spielen kann, da andere Forscher, wie Stoliczka [2]) und Oldham [3]), z. T. dieselben Artnamen anführen, wie sie in Europa üblich sind, so bleibt doch der Hinweis beachtenswert, daß auch bei tatsächlich von Kossmat als kosmopolitisch anerkannten Arten, wie *Lytoceras Timotheanum* May. sowohl in Indien wie in Europa stammesgeschichtliche Beziehungen — hier zu älteren und dort zu jüngeren Formen — nachweisbar sind, eine Tatsache, die also zur Annahme selbständiger Wanderung nötigt, und auch bei einer Reihe anderer Ammonitengattungen wurde Ähnliches beobachtet. Ebenso ist das in verschiedene Zeiten fallende Auftreten einzelner Gattungen und Familien in räumlich entfernten Gegenden für die Frage von Bedeutung. Wie Waagen [4]) gezeigt hat, scheint in Indien schon (allerdings mit einer ganz geringen Abweichung) *Macrocephalites macrocephalus* etwas früher als in Mitteleuropa aufzutreten, wenn auch die Art sonst in Indien und Europa etwa dem gleichen Zeitabschnitt angehören dürfte; andererseits lebt die Gattung *Macrocephalites* in Indien auch noch länger fort. Erinnert sei ferner an das Auftreten der Clymenien im unteren Oberdevon von Nordamerika (Naples beds) gegenüber dem jüngeren europäischen. Man wird hier

[1]) Die Bedeutung der südindischen Kreideformationen für die Beurteilung der geographischen Verhältnisse während der späteren Kreidezeit. Jahrb. d. k. k. Reichsanstalt 44 (1894), 1895, S. 477.

[2]) Cretaceous Fauna of Southern India, Palaeontologia indica 1863—1871.

[3]) Geology of India, Calcutta 1893. Chapter 10.

[4]) Jurassic Cephalopoda of Kutch, Palaeontologia indica, 1875, S. 235.

wohl eine Wanderung der benthonisch lebenden Tiere infolge veränderter Faziesverhältnisse annehmen müssen, wie dies auch Frech[1]) hervorhebt. Von Interesse ist in dieser Beziehung ferner das Vorkommen von Ammonitenarten in der texanischen Kreide, die mit solchen der europäischen Kreide aufs engste verwandt sind, aber sich in Amerika in etwas jüngeren Horizonten finden[2]). Daß der Verbreitungsbezirk in derselben Klimazone liegt, die übrigens, wie ja auch heute, in Europa etwas nach Norden gerückt ist, und daß umgekehrt Beziehungen zu den räumlich näheren südamerikanischen Ablagerungen kaum vorhanden sind, ist bei der Annahme klimatisch empfindlicher Tiere durchaus verständlich.

Natürlich bleibt trotzalledem die Möglichkeit pseudoplanktonischer Verbreitung nach dem Tode des Tieres bestehen und man wird besonders dann an eine solche denken müssen, wenn vereinzelte Formen inmitten einer fremden Fauna auftreten. Hierher gehört z. B. das von Frech[3]) erwähnte vereinzelte Vorkommen des nordamerikanischen *Probeloceras* und des timanischen *Timanites* im europäischen Oberdevon. Wenn weiter in niederschlesischen Untersenon in einer außerordentlich reichen Mollusken- besonders Zweischalerfauna nur ein einziges Cephalopodenbruchstück vom *Hamites Roemeri* Gein. vom Verfasser beobachtet wurde, so darf auch das wohl als eingespült betrachtet werden. Immerhin aber wird man den Wanderungen des lebenden Tieres, oder der Vertreibung der Larven, die sich schließlich — vielleicht in nicht allzu großer Entfernung — wieder angesiedelt und weiter entwickelt haben könnten, also einer allmählichen, generationsweise erfolgenden Ausbreitung, die gleiche Bedeutung wie bei anderen weit verbreiteten Tieren zusprechen können.

Dagegen dürfte die Ansicht, daß ein Teil der Ammoniten nicht Freischwimmer waren, sondern am Grunde des Meeres lebten, wohl keinem Zweifel unterliegen. Daß die schneckenartig gewundenen Ammoniten wohl als benthonisch anzusehen sind, ist von verschiedenen Seiten[4]) hervorgehoben worden. Sie können aus statischen Gründen keine Schwimmer gewesen sein, bei denen eine

---

[1]) Lethaea palaeozoica II 1, S. 255.

[2]) Lasswitz, Die Kreideammoniten von Texas. Geol. u. paläont. Abhandl. von Koken und Kayser X (N. F. VI), Heft 4 S. 39.

[3]) Über devonische Ammoneen. Beitr. z. Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients. 14. 1902, S. 93.

[4]) Vgl. außer J. Walther a. a. O. S. 515 besonders Frech, Neue Cephalopoden aus den Schichten des südlichen Bakony Budapest 1903, S. 71.

bilaterale Symmetrie zu erwarten ist[1]). Ebenso wird man wohl Walther beipflichten, wenn er die Formen mit verengter Mündung und stark entwickelten Ohren nicht als gute Schwimmer anspricht. Auch das von Philippi[2]) beobachtete Vorkommen einer *Placunopsis* auf einem Ceratiten, dessen letzte Windungen die austernartige Muschel überwuchsen, spricht mit einiger Wahrscheinlichkeit für eine Deutung in diesem Sinne.

Sehr bemerkenswert erscheinen die Ausführungen Solger's[3]) bezüglich eines *Hoplitoïdes* aus den Kameruner Mungokalken, der einige offenbar noch während der Lebenszeit eingedrückte Luftkammern aufweist, die von der nächsten Windung wieder überwachsen waren. Solger folgert hieraus wohl mit Recht benthonische Lebensweise für den Ammoniten, da eine derartige Verletzung für einen Freischwimmer infolge verminderter oder aufgehobener Schwimmfähigkeit einen starken Eingriff in die Lebensfunktion des Tieres bedeutet haben würde, das bei doppelter Höhe jeder Windung gegenüber der vorhergehenden seine Masse nach der Verletzung noch auf das Achtfache vermehrt und demzufolge auch seine Nahrungsaufnahme offenbar entsprechend gesteigert hatte, während sie für eine von vornherein an benthonische Lebensweise angepaßte Form von geringerer Bedeutung gewesen sein dürfte, ein Schluß, der durch die etwas unsymmetrische Lage des Sipho und die etwas abweichende Ausbildung der Lobenlinie auf beiden Seiten des Tieres noch an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Solger geht noch weiter und folgert, von der recht charakteristischen reduzierten Lobenlinie ausgehend, gleiche benthonische Lebensweise auch für die anderen Formen mit gleichem Lobentyp, großem 1. Laterallobus, kleinem zur Bedeutung eines Auxiliarlobus herabsinkenden 2. Laterallobus sowie mehreren Auxiliarloben, wie

---

[1]) Vgl. v. Martens, Zeitschr. d. deutschen geolog. Gesellsch., Sitzungsber. 54. 1902, S. 97.

[2]) Philippi, Ein interessantes Vorkommen von *Placunopsis ostracina*, v. Schloth. Zeitschr. d. deutsch. geol. Gesellsch. 1899, Sitzungsber. S. 67. Unbedingt beweisend ist allerdings auch dieses Vorkommen nicht, wie mir gegenüber von namhafter zoologischer Seite in persönlichem Gespräch geltend gemacht wurde. Die Larve des Zweischalers könnte sich ebenso wie die anderer festsitzender Tiere auch an den schwimmenden Ceratiten angeheftet haben. Immerhin kann die Beobachtung doch wohl als ein, wenn auch für sich allein nicht voll ausreichendes Glied im Indizienbeweis gewertet werden.

[3]) Verhandlungen des 5. internationalen Zoologenkongresses zu Berlin 1902, S. 788 und Die Ammonitenfauna der Mungokalke und das zoologische Alter der letzteren in Esch, Geologie v. Kamerun, S. 215. Stuttgart 1904.

bei *Pseudotissotia, Oxynoticeras, Placenticeras* und *Ceratites.* Besonders letztere Gattung scheint ja nach der Beobachtung Philippi's die Auffassung Solger's zu bestätigen, der die Größe des ersten Laterallobus durch den beim Kriechen ausgeübten Zug bzw. durch die größere Inanspruchnahme des Muskels erklärt, dessen Anhaftungsstelle eben dem 1. Laterallobus entspricht. Diese Erklärung erscheint in der Tat recht einleuchtend, während die Frage, wodurch die Reduktion der anderen Loben erfolgt, noch keineswegs geklärt ist. Solger nimmt an, daß die allmähliche Faltung der Kammerscheidewände und die weitergehende Komplizierung der Loben durch den Druck der Innenluft in den Kammern bedingt sei, und daß dieser Innendruck bei Grundbewohnern durch den Druck von außen kompensiert, sodann aber auch infolge verminderten Stoffwechsels herabgesetzt sei.

Demgegenüber deutet die Komplikation der Lobenelemente bei manchen flachscheibigen Formen, also solchen, die der Zusammendrückung besonders leicht ausgesetzt erscheinen, wie *Pinacoceras*, darauf, daß die Fältelung, entsprechend dem Prinzip des Wellblechs, als Funktion des äußeren Druckes aufzufassen ist. Als eine Funktion des Außendruckes faßt sie auch E. Pfaff [1]) auf, der die Frage noch unter einem anderen, sehr interessanten Gesichtspunkte betrachtet. Die Faltung der Kammerscheidewand ist nach ihm insofern eine Anpassung an den Wasserdruck, als dieser in der Richtung auf die Septalfläche bei der Größenzunahme des Tieres im Quadrat wächst, während der Umfang bei allseitig gleichmäßiger Zunahme ohne Faltung des Randes nur in einfachem Verhältnis zunehmen würde. Durch die Faltung wird die Linie, mit der das Septum der Außenschale anhaftet, erheblich verlängert und die Kammerscheidewand gegen Abreißen infolge des Druckes geschützt [2]).

---

[1]) Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. 4. Jahresbericht d. niedersächs. geolog. Vereins zu Hannover 1911, S. 208.

[2]) Wäre dieses Prinzip übrigens allein gültig, so müßte man bei den Formen mit starker allseitiger Größenzunahme der Windungen die stärkste Zerschlitzung erwarten, insbesondere werden die Formen, bei denen das Wachstum vorwiegend in einer Richtung erfolgt, wie bei den flachscheibigen in der Höhenrichtung, bei denen also das Wachsen der Septalflächen und des Druckes auf diese langsamer vor sich geht als bei allseitig vorwiegend gleichmäßig wachsenden, eine geringere Zerschlitzung der Lobenlinie bzw. allgemein eine kürzere Lobenlinie zu erwarten sein, als bei den letzteren. Ein Vergleich von Pinacoceras mit Lytoceras zeigt, daß diese Erklärung allein nicht ausreicht. Um die starke

Würde hiernach der erhöhte Außendruck eine Komplikation, nicht aber eine Reduktion der Loben bewirken, so würde letztere bei Grundbewohnern jedoch eintreten können, wenn der erhöhte Druck in anderer Weise kompensiert oder gar etwa infolge pseudospontaner Evolution[1]), durch Fortdauer der Reaktion auch nach Fortfall bzw. Ausgleich des Anreizes, überkompensiert wird. Ein solches Schutzmittel gegen den erhöhten Druck kann außer durch die stärkere Zerschlitzung der Loben durch die Vermehrung derselben, Bildung von Auxiliar- oder Adventivloben, gegeben sein, und so sehen wir in der Tat auch bei den von Solger erwähnten Formen derartige Bildungen, die dann eine weitergehende Zerschlitzung überflüssig machen würden. Gegen den Seitendruck würde als Schutzmittel eine Vermehrung der Scheidewände selbst weiter in Frage kommen, sowie schließlich auch weitnablige Gestalt, namentlich in Verbindung mit langsamer Größenzunahme der Windungen, bei der durch die größere Zahl der letzteren die Querstützen senkrecht zur Scheibenfläche vermehrt werden. Insofern wird die Reduktion der Lobenlinie von *Psiloceras planorbis* gegenüber seinem triadischen Vorfahr *Psiloceras Naumanni*, wie sie Neumayr erwähnt[2]), verständlich.

Gegenüber den Einzelformen, für die von Philippi und Solger eine benthonische Lebensweise wahrscheinlich gemacht worden ist, wird man umgekehrt wieder für andere Ammoniten eine freischwimmende Lebensweise annehmen müssen. Frech macht in seiner Abhandlung über devonische Ammoneen[3]) auf den Gegensatz allgemein verbreiteter und lokaler Formen aufmerksam und schließt hieraus, daß die ersteren pelagische Schwimmer, die anderen Bodenbewohner gewesen seien. Er betont dann auch an anderer Stelle[4]) besonders das massenhafte lokale Vorkommen z. B. von *Lobiten* in St. Cassian und Hallstatt, „wie man es bei Kolonien grundbewohnender Tiere des heutigen Meeresbodens gewohnt ist“. Besonders beachtenswert scheint dabei auch in der ersteren Abhandlung der Hinweis auf die evolute flach scheibenförmige Gestalt der

---

Zerschlitzung bei ersterer Gattung zu erklären, wird man daher auch das andere oben genannte Prinzip, Schutzanpassung gegen den für flachscheibige Formen besonders gefährlichen Seitendruck, zu Hilfe nehmen müssen.

[1]) Vgl. hierüber M. Semper, Über Artenbildung durch pseudospontane Evolution. Centralbl. f. Min. etc. 1912, S. 140.

[2]) Stämme des Tierreichs. 1889, S. 85.

[3]) A. a. O. S. 91.

[4]) Cephalopoden d. südl. Bakony, S. 65.

meisten dieser Lokalformen, die der Zerstörung durch Wellen und Strömungen ganz besonders ausgesetzt gewesen seien.

Man kann nun wohl auch versuchen, der Frage von einem anderen Gesichtspunkte aus näherzutreten. Mutmaßlich leichteren Formen wird man schwimmende, mutmaßlich schwereren, durch ihr Kalkskelett stärker belasteten Formen benthonische Lebensweise zuschreiben können.

So könnte man zunächst folgern, daß ein aufgeblähtes, kugeliges Ammonitengehäuse leichter ist, als ein scheibenförmiges, das im Verhältnis zu seinem Rauminhalt mehr Schale besitzt. Allerdings hat man andererseits auch gerade den entgegengesetzten Schluß gezogen und gerade die flachscheibigen, gekielten Formen, weil zum Durchschneiden des Wassers besser geeignet, als nektonische ansehen wollen[1]). Ein Vergleich mit den freischwimmenden Heteropoden, wie Atlanta, scheint dieser Erwägung auch günstig zu sein, doch ist zu beachten, daß die Schalen dieser Tiere ja sehr viel dünner sind als Ammonitenschalen und daß gerade bei flachscheibigen Ammoniten[2]) die Vermehrung der Kammerscheidewände in Verbindung mit starker Faltung die Bedeutung der Luftkammern für die Verringerung der Schwere ganz illusorisch machen kann. Es soll natürlich auch keineswegs etwa jeder aufgeblähte Ammonit schon durch seine Form als Freischwimmer, jeder flachscheibige als Grundbewohner aufgefaßt werden, sondern es wird dies nur ein Kriterium sein, das gleichmäßig in Verbindung mit den anderen abzuwägen ist. Zieht man schließlich noch in Betracht, daß auch manche Schwimmer unter den Ammoniten sich vielleicht zeitweise treiben ließen, ja daß vielleicht bei manchen die nektonische Lebensweise gegenüber einem passiven Schwimmen sogar zurückgetreten sein kann, so wird für solche die aufgeblähte Form durchaus verständlich.

Es werden sich sodann zunächst evolute Formen anders verhalten, als involute, ein Gegensatz, auf den oben schon hingewiesen ist; eine evolute enthält mehr Schale, als eine sonst gleich umgrenzte und auch in dem Aufbau der Kammerscheidewände nicht abweichende involute. Wiederum kann eine solche, der Zusammendrückung besonders leicht ausgesetzte, weil seitlich nicht durch so viele Windungsquerbalken gestützte Form in der Ausbildung

---

[1]) Pompeckj, Über Ammonoideen mit anormaler Wohnkammer. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 50, 1893, S. 280.

[2]) Vgl. unten.

der Kammerscheide ein Schutzmittel gegen seitliche Zusammendrückung erwerben und dadurch relativ schwerere Schale erhalten.

Dies kann geschehen, wie ebenfalls schon angedeutet, durch Vermehrung der Loben; Hand in Hand damit geht oft noch eine Vermehrung der Septen selbst. So werden die Luftkammern kleiner, die Kalkmasse wird vermehrt und das ganze Tier wird schwerer, wie schon bei dem obersilurischen und devonischen *Beloceras* und später etwa bei *Medlicottia, Agathiceras, Pseudosageceras* und *Sageceras*, wo es zu einem zahnartigen Ineinandergreifen der Lobenelemente kommt[1]). Sehr auffallend ist dies bei *Beneckeia*. Während bei den meisten Ammoniten die Zahl der Septen etwa 20—30 auf den Umgang beträgt, wurden hier bei Stücken der Hallischen Sammlung etwa 50 Scheidewände gezählt, zwischen denen sich nur schmale Luftkammern befinden, so daß man kaum noch an eine Schwimmfähigkeit denken kann. Bei einem von Frech abgebildeten *Beloceras*[2]) zählt man auf $^1/_6$ Umgang sogar schon 10 Septen und auch bei *Ceratites* geht die Zahl der Septen mitunter schon über 40 hinaus, wie die Figuren Philippi's[3]) deutlich erkennen lassen. Tritt zu der Vermehrung der Loben noch, wie z. B. bei *Pinacoceras*, starke Zerschlitzung derselben als weiteres Schutzmittel gegen Zusammendrückung, so wird die Schwere eine weitere geringe Vermehrung erfahren, wenn sie sich natürlich auch nicht in gleichem Maße steigern wird wie die durch die Faltung der Septen bedingte Festigkeit, und so dürfte die Zerschlitzung für sich allein besonders bei aufgeblähten Formen wohl keinen nennenswerten Einfluß auf die Lebensweise haben.

Von erheblicher Wichtigkeit für die Frage dürfte ferner die Größe des eigentlichen Tieres bzw. die Länge der Wohnkammer sein. Wenn bei einer Form ein bis eineinhalb Umgänge von der Wohnkammer eingenommen werden, so kann der gekammerte, luftgefüllte Teil unter die Hälfte des Gesamtvolumens herabsinken, so daß der Auftrieb hierdurch eine ganz erhebliche Minderung erfahren wird, wenn der Betrag schließlich auch durch andere besonders günstige Verhältnisse, etwa Aufblähung, weit auseinanderstehende, dünne Septen vielleicht kompensiert werden könnte. Derartigen Tieren mit langer Wohnkammer wird man dann wohl auch meist eine entsprechend gesteigerte Expansionsfähigkeit und

---

[1]) Vgl. Noetling, Asiatische Trias. Leth. geogn. II 1, Taf. 25 Fig. 1.

[2]) Frech, Devonische Ammoneen, Taf. 5 Fig. 11.

[3]) Ceratiten des deutschen Muschelkalkes. Paläont. Abhandl. von Dames u. Koken, VIII 4.

damit die Möglichkeit leichten Auf- und Niedertauchens und sich in verschiedener Tiefe zu bewegen, mit einiger Wahrscheinlichkeit zusprechen können.

Da weiter nach Frech[1]) die Tiere mit langer Wohnkammer solche langsamen Wachstums sind, schnelles Wachstum dagegen den Formen mit kurzer Wohnkammer eigen ist, eine langsam an Windungsquerschnitt zunehmende Form aber mehr Kalkmasse enthält, als eine gleichgroße mit schneller Größenzunahme, so ist hierin noch ein weiteres die Schwere des Tieres steigerndes Moment gegeben.

Schließlich ist noch als letzter für die Beschwerung in Betracht kommender Faktor das gelegentlich auch bei Ammoniten — häufiger sonst bei Nautiliden, besonders Orthoceren — beobachtete sog. „organische Depot“[2]) an den Kammerscheidewänden zu nennen[3]). Es ist übrigens bei Bemessung der oben genannten Merkmale insbesondere der äußeren Form zu beachten, daß sich Jugendformen vielfach ganz anders verhalten haben dürften, als ausgewachsene Stücke, und sehr wohl könnten in der Jugend aufgeblähte, später flachscheibige Formen zuerst Schwimmer, dann Bodenbewohner gewesen sein, namentlich dann, wenn im Alter ihre Wohnkammer eine „anormale“ geworden ist, wie ja vor allem auch die Larven durch planktonische Verfrachtung eine sehr ausgedehnte Verbreitung erlangt haben können.

Wird man somit auf Grund der angegebenen Gesichtspunkte ganz allgemein zwischen leichter beweglichen und schwereren Formen unterscheiden müssen, so ist es doch nicht gerade häufig möglich, daraufhin einen Wahrscheinlichkeitsschluß auf die Lebensweise zu ziehen.

---

[1]) Frech, Cephalopoden d. südl. Bakony, S. 4.

[2]) Vgl. Hoernes, Zur Ontogenie u. Phylogenie der Cephalopoden. Jahrb. d. k. k. Reichsanst. 53, 1903, S. 23.

[3]) Bei Besprechung dieses Gegenstandes im naturwissenschaftlichen Verein zu Halle a. S. wurde von einem Redner auch auf die Bedeutung der Skulptur unter Bezugnahme auf die grundbewohnenden Schnecken hingewiesen. Unter dem hier herangezogenen Gesichtspunkte wird sich diese aber kaum verwerten lassen, da Rippen und Knoten der Ammoniten ja hohl, so daß die Kalkvermehrung durch Skulptur nur eine unwesentliche Rolle spielen kann. Daß deutlich skulpturierte Formen auch gute Schwimmer sein können, zeigt ja *Argonauta*, wenngleich hier die dünne Schale dem Tiere zugute kommt. Hat sich die Skulptur allerdings ins Extrem gesteigert und haben sich etwa die Knoten zu Dornen ausgewachsen, so ist es dann von vornherein sehr wahrscheinlich, daß der Träger derselben kein Schwimmer, sondern ein Grundbewohner war.

Nur Grundbewohner und Schwimmer zu unterscheiden, wird überhaupt kaum angängig sein. Wie unser *Nautilus* am Meeresgrunde lebt, aber auch in die Höhe geht und sich als Oberflächenschwimmer betätigt, so wird man auch bei den Ammoniten neben rein benthonischen Formen, die vielleicht gar nicht mehr die Möglichkeit besaßen, sich vom Grund zu erheben, mit solchen rechnen können, die an sich vorzugsweise benthonisch lebten, vielleicht z. T. auch als Grundschwimmer, aber auch an die Oberfläche stiegen oder sich vielleicht auch gelegentlich im Wasser treiben ließen; weitere Formen waren dann vielleicht ausgeprägter nektonisch und gingen nur seltener in die Tiefe. Fraglich erscheint es, ob neben diesen dann noch rein nektonische gelebt haben[1]), da solche Tiere eine ganz dünne Schale zu haben pflegen[2]) (*Argonauta,* Heteropoden, Pteropoden). Einen Schluß also, welcher Gruppe die einzelnen Formen zuzurechnen sind, wird man überhaupt nur wagen können, wenn Extreme vorliegen und sich etwa Scheibenform mit Weitnabligkeit oder mit Vermehrung der Scheidewände und Loben sowie langer Wohnkammer verbindet oder wenn wenigstens beim Fehlen eines dieser Merkmale die anderen dafür noch stärker nach der einen Richtung hin ausgebildet sind. Es ist dann der Wert der einzelnen Merkmale gegeneinander abzuwägen, doch bleibt natürlich dem subjektiven Urteil schon viel Spielraum.

Bei den flachscheibigen oben genannten Formen mit großer Septenzahl, wie *Sageceras, Beneckeia* usw., wird man wohl benthonische Lebensweise folgern dürfen; die Engnabligkeit wird gegenüber der sehr flachen Scheibenform, der Vermehrung der Loben und Scheidewände wohl ganz für die Beurteilung zurücktreten. Etwas schwieriger erscheint die Frage, wenn etwa Scheibenform sich mit weitem Nabel verbindet, ohne daß die Zahl der Kammerscheidewände und Loben sich wesentlich vermehrt, wie etwa bei *Clymenia, Psiloceras, Arietites, Aegoceras, Coeloceras, Perisphinctes, Peltoceras,* bei denen ich persönlich immer noch an Grundbewohner denken möchte, oder gar nur Scheibenform auf der anderen Seite aber enger Nabel und eine ungefähr normale Zahl der Scheidewände vorhanden ist, wie

---

[1]) Wenn in folgendem kurzweg von Schwimmern unter den Ammoniten die Rede ist, so sollen hiermit vor allem auch die nur vorwiegend nektonischen Formen gekennzeichnet werden, wobei die Möglichkeit, daß die Tiere auch zeitweise den Boden des Meeres aufsuchten, nicht in Abrede gestellt wird.

[2]) v. Martens, Zeitschr. d. deutsch. geol. Gesellsch., Sitzungsber. 54, 1902, S. 97.

etwa bei *Amaltheus, Cardioceras, Oxynoticeras, Leioceras, Placenticeras* usw.

Umgekehrt würde man nach obigem vielleicht bei aufgeblähten ganz extrem involuten Formen, wie *Arcestes* oder *Cyclolobus*, ebenso auf nektonische Lebensweise schließen können, wenn nicht bei diesen Gattungen wieder die sehr lange Wohnkammer bzw. die große Länge des Tieres mit $1\,^1/_2$ Umgängen ein gewisses Gegengewicht bildete, das für die Betrachtung mit eingestellt werden muß, wenn uns auch das Urteil fehlt, bis zu welchem Grade es hierbei von Bedeutung ist, und wie weit die beiden Merkmale sich ausgleichen. Dasselbe gilt auch für *Glyphioceras,* dessen Wohnkammer ebenfalls mehr als einen Umgang einnehmen kann. Als gute Schwimmer könnten sodann wohl *Macrocephalites*, *Cadoceras* u. a. von ähnlichem Typ angesehen werden.

Verbindet sich die dicke Form mit etwas weiterem Nabel, wie etwa bei *Stephanoceras,* so wird sich dann das Urteil noch weniger leicht gestalten. Es sind also die verschiedensten Kombinationen möglich, nur die extreme Vermehrung der Scheidewände scheint als Schutzanpassung einigermaßen an die Scheibenform gebunden.

Es liegt nahe, den von Frech ausgesprochenen Gedanken bezüglich der lokalen oder universellen Verbreitung der benthonischen oder nektonischen Ammoniten und die hier gegebenen morphologischen Gesichtspunkte aneinander zu kontrollieren, also nachzuprüfen, inwieweit sich Formen mit mutmaßlich als benthonisch gekennzeichneten Merkmalen als Lokalformen, Formen von mutmaßlich nektonischem Bau als weitverbreitet erweisen.

Dabei bleibt indes zu beachten, daß einerseits benthonische Tiere mitunter auch eine recht weite Verbreitung haben können, wie umgekehrt die Schwimmfähigkeit eines Tieres ihm keineswegs auch immer die Möglichkeit zu weiten Wanderungen gibt, wenn man auch wohl im großen ganzen anerkennen muß, daß pelagische Formen größere Aussicht auf weite Verbreitung haben, als benthonische. Bekannt ist von benthonischen Tieren die universelle Verbreitung mancher Brachiopoden und Zweischaler. *Spirifer Verneuili* findet sich im Oberdevon fast der ganzen Erde, in Europa, in Ostasien wie Amerika. Eine ganze Reihe Brachiopoden des periarktischen Obersilurmeeres, wie *Spirifer plicatellus* und *crispus, Orthis elegantula, Pentamerus Knighti* und *oblongus*, finden sich auch im australischen Obersilur[1]), *Cardiola interrupta* zeigt bekanntlich gleichfalls eine

[1]) Frech, Leth. geogn. II., 1, S. 111.

sehr ausgedehnte Verbreitung, das Gleiche gilt von der Gattung *Halobia*, und ganz außerordentliche Verbreitung zeigt *Pseudomonotis ochotica*, die sich in der pelagischen Trias einerseits von Sibirien und Alaska, andererseits in Peru und Neuseeland wiederfindet[1]). Bedingung für ein derartiges Vorkommen ist nur entweder eine ausgedehnte Küste oder das Vorkommen von Inselgruppen, das dem Tiere Gelegenheit gibt, in der ihm zukommenden Tiefe sich auszubreiten oder eine gewisse Standhaftigkeit der Larven gegen Meeresströmungen, sowie schließlich die Eigenschaft, auch unter abweichenden Verhältnissen weiter zu leben und sich fortzupflanzen. Wenn die heutige Rhynchonellenlarve nach etwa einer Woche in der Strömung zugrunde geht, so würde dies der Verbreitung keinen Eintrag tun, falls sie imstande ist, sich innerhalb dieser Zeit an einem passenden, vor allem auch klimatisch günstigen neuen Wohnplatz anzusiedeln. Dabei bleibt für die Vorzeit nur die Frage offen, ob man wirklich berechtigt ist, alle diese Formen als wirklich absolut oder doch fast vollständig gleichalterig zu betrachten.

In gleicher Weise ist ein nektonisches Tier nicht immer in der Lage, seine Schwimmfähigkeit auf jede beliebige Entfernung hin voll auszunutzen. Wir wissen aus Gegenwart und Vorzeit, daß manche Schwimmer nur in beschränkteren Verbreitungsbezirken zu finden sind. Allein in Fällen von lokalen Anhäufungen von Individuen einer Art, wie in dem von Frech genannten Falle des Vorkommens von *Lobites* bei St. Cassian und Hallstatt wird man mit einiger Sicherheit auf Grundbewohner schließen können. Insofern würde auch eine schöne Platte mit Arieten des Hallischen geologischen Museums eine Bestätigung der oben geäußerten Ansicht einer benthonischen Lebensweise dieser Gattung bilden[2]). Allerdings bleibt auch dann immer noch die Möglichkeit offen, daß die Tiere zeitweise auch wie unser *Nautilus* emportauchten, um sich als Schwimmer zu betätigen. Bei *Lobites* wäre etwa ein Fall gegeben, wo, um die äußere Form und die Lebensverhältnisse in Einklang zu bringen, die Aufblähung durch die Länge der Wohnkammer und die allmähliche Größenzunahme der Windungen überkompensiert gedacht werden könnte. Übrigens weist auch Frech

[1]) Mojsisovicz, Cephalopoden der oberen Trias des Himalaya. Denkschriften d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. math.-naturw. Kl. 63, 1896, S. 692.

[2]) Stücke ähnlicher Art werden in den meisten geologischen Instituten vorhanden sein. Es wäre wünschenswert, nachzuprüfen, ob die oben dargelegten Erwägungen auf morphologischer Grundlage durch derartige Stücke eine Stütze erhalten.

selbst darauf hin, daß gelegentlich lokale Formen „als in Bildung begriffene Arten pelagischer Gruppen“ aufgefaßt werden können, „welche infolge ungünstiger Umstände keine weitere Verbreitung erfahren haben“, indem er zwischen derartigen lokalen Arten oder Varietäten verbreiteter Gruppen und lokalen benthonischen Gattungen unterschieden wissen will; aber was von diesen Arten gilt, kann auch bis zu einem gewissen Grade für die nächst höhere systematische Kategorie, für Gattungen, die ein bestimmtes, vielleicht gar nicht so kleines Gebiet bewohnen, in Anspruch genommen werden.

Diese beschränkte Ausbreitung pelagischer Tiere kann bedingt sein unmittelbar durch klimatische Empfindlichkeit des Tieres, wobei Tiere aus einer kälteren Zone durch Passieren einer wärmeren Zone in größerer Tiefe immerhin sich auch durch diese ausbreiten können, während Oberflächenschwimmer wärmerer Klimate, wenn klimaempfindlich, geringere Gelegenheit — bis zu einem gewissen Grade etwa durch warme Strömungen — zur Ausbreitung haben. Andererseits können die Tiere aber auch noch mittelbar durch ihre Nahrungsbezirke in ihrer Verbreitung beschränkt sein. Nahrungspezialisten können aus ihrem Wohnbezirk nicht heraus, wenn nicht auch ihr Nahrungsbezirk etwa infolge irgendwelcher erdgeschichtlichen Vorgänge wandert, und ebenso wird auch bei diesen den anderen zur Nahrung dienenden Tieren wieder die gleiche Betrachtungsweise einsetzen, je nachdem sie selbst wieder klimaempfindlich und Nahrungsspezialisten sind, und wird schließlich bei den Pflanzen endigen. Immerhin aber ist nicht jedes Tier übermäßig klimaempfindlich, nicht jedes Nahrungsspezialist, und so wird einem Teil der Freischwimmer auch unter den Ammoniten für die Ausbreitung seine Schwimmfähigkeit zugute kommen und notwendigerweise wird in solchem Falle der Freischwimmer eine schnellere Ausbreitung erfahren, als der Grundbewohner.

Das Problem verschiebt sich damit insofern, als es weniger auf die lokale oder universelle Verbreitung als vielmehr auf die Schnelligkeit der Ausbreitung anzukommen scheint, doch ist auch dieses Kriterium sehr weitgehenden Einschränkungen unterworfen. Es bliebe zu untersuchen, ob die Formen, denen auf Grund der oben genannten morphologischen Merkmale eine Lebensweise als Schwimmer zugeschrieben würde, eine schnellere Ausbreitung erfahren haben als andere, bei denen das Entgegengesetzte der Fall; hier aber sind wir in den allermeisten Fällen zu einer Entscheidung nicht in der Lage, inwieweit zwei Ablagerungen räumlich getrennter Gegenden

wirklich ganz isochron sind. Wenn selbst einzelne Arten, wie *Pinacoceras parma*, in den Alpen und Indien in einer Unterstufe, der lacischen, vorkommen, so kann einem Tiere wie diesem, das seinem Habitus nach oben als Grundbewohner angesehen wurde, doch noch ein verhältnismäßig langer Zeitraum innerhalb dieser Unterstufe zur Verfügung stehen, der zur Ausbreitung auf den angedeuteten Wegen wohl genügen könnte[1]).

Andererseits bleibt im Falle von Heterochronie zweier Ablagerungen mit übereinstimmenden Gattungen oder Arten die Möglichkeit, daß auch Freischwimmer zunächst aus den oben genannten Gründen nicht in der Lage waren, sich auszubreiten, und daß erst Verhältnisse eintraten, die ihnen weitere Verbreitung ermöglichten, wie auch die Bedingungen, die dem Tier eine Wanderung gestatteten, wieder aufgehört haben können. So wandern, wie erwähnt, die *Macrocephalen*, die man nach oben Gesagtem als Schwimmer ansprechen könnte, in der bei uns nach dieser Gattung benannten Zone aus dem indischen Meere in Europa ein, dann aber hört diese Wanderung wieder auf, die Macrocephalen leben nur in Indien noch weiter.

In gleicher Weise zeigt sich in den Alpen nach Mojsisovicz[2]) *Trachyceras* zuletzt in der julischen Fauna, während die Gattung in Indien sowohl als Kalifornien noch eine Unterstufe höher, bis in die tuvalische hinaufreicht. Umgekehrt geht wieder in Indien *Cladiscites* nicht über die karnische Stufe hinaus, dagegen ist er in den Alpen bis in die obere juvavische (sevatische Unterstufe) zu finden[3]). Aus welchem Grunde der Austausch der betreffenden Gattungen in den höheren Stufen, hier nach der einen, dort nach der anderen Richtung hin, nicht weiter vor sich ging, läßt sich ja im einzelnen Falle nicht sagen, jedenfalls bietet die Tatsache keinen Widerspruch gegen die Annahme wenigstens zeitweise nektonischer Lebensweise, die neben *Macrocephalites* dem Äußeren nach auch *Cladiscites* zukommen könnte, und auch die Annahme benthonischer Lebensweise müßte mit einer Änderung der Ausbreitungsbedingungen rechnen.

Wenn *Aphyllites* im Silur des Kellerwaldes nur lokale Verbreitung besitzt und erst im Devon sich weiter ausdehnt, so läßt sich die langsame Wanderung auf Grund der äußeren Form wohl

---

[1]) Vgl. M. Semper, Die Grundlagen palaeogeographischer Untersuchungen. Centralbl. f. Mineralogie etc. 1908, S. 434.

[2]) A. a. O. S. 694.

[3]) Weitere Beispiele dieser Art sind in dem gleichen Werke zu finden.

durch benthonische Lebensweise erklären; das Gleiche gilt von *Beloceras* aus dem karnischen Obersilur[1]); auch *Anarcestes praecursor* Frech, ebendaher, könnte der äußeren Form nach vielleicht noch als benthonische Form aufgefaßt werden, die deshalb sich nur langsam verbreitete. Wird aber die gleiche Erklärung auch für die daneben vorkommenden *Tornoceren*, besonders *Tornoceras inexspectatum*, mit ihrer aufgeblähten Form und der extremen Engnabligkeit gelten können?

Wenn ferner die *Prolecanitiden*, auf deren eigenartige Verteilung Frech[2]) aufmerksam gemacht hat, zunächst nur in Europa im Mitteldevon und untersten Oberdevon vorhanden sind, sodann abwandern und im mittleren Oberdevon in Nordamerika erscheinen, um sich schließlich wieder von hier aus weiter auszubreiten, so daß sie im Karbon in amerikanischen und europäischen Meeren vorhanden sind, so könnte diese Erscheinung wohl gleichfalls als langsame Wanderung eines benthonischen Formentypus, dem ihr Äußeres entspricht, gedeutet werden; es würde aber, falls man der äußeren Gestalt keinen Wert für die biologische Beurteilung beimessen will, schließlich an sich auch nichts im Wege stehen, ein mehr oder weniger plötzliches Auswandern nektonischer Formen infolge veränderter Lebensverhältnisse anzunehmen (ein Vorgang, ohne den man ja auch unter der Voraussetzung benthonischer Lebensweise nicht auskommen kann), und in ähnlicher Weise wäre das bei der Rückwanderung möglich.

Die Verschiebung des Verbreitungsbezirkes einer Form innerhalb eines längeren Zeitraumes ist also an sich nicht eindeutig. Nur da, wo eine Ablagerung, die Ammoniten zusammen mit benthonischen Formen anderer Tiergruppen enthält, von einer anderen, offenbar in verschiedener Tiefe gebildeten überlagert wird, in der diese Grundbewohner zusammen mit den fraglichen Ammoniten verschwunden sind, während beide anderweitig fortleben, wo also nur die Veränderung des Meeresspiegels die Ursache für das Verschwinden beider bildete, wird mit einigem Recht auch darauf geschlossen werden können, daß die Ammoniten ebenfalls benthonisch und Bewohner einer gewissen Tiefe waren. Auf solche bethonischen Faunenverschiebungen wird man besonders sein Augenmerk zu richten haben. Dagegen werden nach dem Gesagten Schwimmer sich ge-

[1]) F. Frech, Karnische Alpen, S. 247, hier noch als unterdevonisch aufgefaßt, entsprechend dem sonstigen Vorkommen der Goniatiten; vgl. Scupin, Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellsch., 58, 1906, S. 305.

[2]) Lethaea palaeozoica II 1, S. 254, Fußnote 4.

legentlich ebenso langsam, unter ungünstigen Umständen sogar vielleicht noch langsamer verbreiten können, als Grundbewohner, wenn sie den besprochenen einschränkenden Bedingungen unterliegen. So ist auch bei dem Zusammenvorkommen zweier Formen, von denen die eine sich langsamer verbreitete, die andere schneller, nicht nur die am nächsten liegende Möglichkeit vorhanden, daß der eine Grundbewohner, der andere Schwimmer ist, sondern es können beide Schwimmer sein, von denen jener erst mit dem Wandern seines Nahrungsbezirkes oder der klimatischen Verhältnisse selbst wandern bzw. sich ausbreiten konnte oder mußte, während diese Einschränkungen bei dem anderen Typus nicht vorhanden waren. Für welche Auffassung man sich jeweilig zu entscheiden hat, wird von dem Gewicht abhängen, das man den obengenannten Erwägungen betreffs der äußeren Form beilegen will. Da diese zuletzt erwähnten Dinge nicht immer die nötige Beachtung gefunden haben, so schien es nicht überflüssig, hier noch einmal ausdrücklich auf diesen speziellen Fall hinzuweisen.

Ein augenfälliges Beispiel verschieden schneller Wanderung ist in der Verteilung der oberdevonischen, für die Gliederung maßgebenden Cephalopodenfauna gegeben. Wie schon oben erwähnt, treten die Clymenien in Amerika schon im unteren Oberdevon zusammen mit *Gephyroceras intumescens* auf. Während ich die Clymenien mit ihrem weiten Nabel und der flachscheibenförmigen Gestalt als typische Grundbewohner ansehen möchte, könnte man *Gephyroceras intumescens* wohl noch eine zeitweise nektonische Lebensweise zuschreiben. Es würde dann durchaus der verschiedenen Lebensweise entsprechen, daß *Gephyroceras* bereits im unteren Oberdevon in Amerika und Europa gleichzeitig vertreten ist, während die Clymenien erst im oberen Oberdevon in Europa größere Verbreitung erlangen, nachdem sie sich zum ersten Male im mittleren Oberdevon gezeigt haben[1]). Ein Beweis allerdings, daß diese verschieden schnelle Ausbreitung durch die einerseits benthonische, andererseits schwimmende Lebensweise bedingt sei, ist natürlich nicht zu erbringen. Dagegen wird sie dem, der den genannten morphologischen Merkmalen biologischen Wert in dem geschilderten Sinne beizulegen geneigt ist, immerhin als eine gewisse Bestätigung seiner Auffassung erscheinen können.

Fassen wir kurz zusammen, so wird eine eigentliche Kontrolle der obigen Erwägungen durch die lokale oder allgemeine Ver-

[1]) Gürich, Das Palaeozoicum im polnischen Mittelgebirge. Verhandl. d. k. russ. min. Gesellsch. 32, 1896, S. 92.

breitung nicht gegeben sein. Höherer Wert dürfte nur der lokalen Anhäufung von Individuen als Merkmal benthonischer Lebensweise zukommen. Ebenso kann auch die Schnelligkeit der Verbreitung nur in ganz beschränktem Maße als Kriterium dienen, nämlich dann, wenn die schnelle Verbreitung einer Form mit den genannten mutmaßlich nektonischen Merkmalen wirklich durch vollständige Gleichalterigkeit entfernter Schichten, die diese Form enthalten, gesichert erscheint. Ein solcher Fall wird etwa gegeben sein, wenn die verglichenen Schichten beiderseits auch andere Freischwimmer oder planktonische Formen enthalten, namentlich dann, wenn diese gegenüber den gemeinsamen benthonischen Formen der verglichenen Gebiete einen gewissen zeitlichen Vorsprung haben. Aber auch in diesem sehr idealen Falle wird zu prüfen sein, ob es sich nicht um pseudo-planktonische Ammonitenschalen handelt, was dann ausgeschlossen sein wird, wenn sich jeweilig lokale phylogenetische Beziehungen feststellen lassen. Ob es allerdings extrem benthonischen Formen von ganz flachscheibiger Gestalt mit vermehrten Scheidewänden und Loben überhaupt möglich war, nach dem Tode des Tieres noch aufzusteigen, ist eine andere Frage. Langsame Verbreitung aber wird als Kontrolle überhaupt nicht verwertbar sein. Man wird sie nur, wenn man von vornherein auf Grund der äußeren Form benthonische Lebensweise annimmt, als Folgeerscheinung in Zusammenhang mit dieser bringen können.

Die wenigen Beobachtungen an einzelnen Stücken passen jedenfalls gut zu den Vermutungen, die auf Grund der Morphologie oben geäußert wurden. *Hoplitoïdes*, für den Solger auf Grund der erwähnten Spezialbeobachtungen eine benthonische Lebensweise annahm, fällt wohl noch in den Rahmen der oben als benthonisch gekennzeichneten Formen, wiewohl eine Vermehrung der Septen nicht zu beobachten ist; *Ceratitis nodosus*, dessen benthonische Lebensweise Philippi auf Grund der auf ihm beobachteten und überwachsenen austernartigen Muschel folgerte, würde auf Grund der Morphologie vielleicht nicht unbedingt als benthonisch angesprochen werden, immerhin doch aber als eine Mittelform gelten können, bei der benthonische Charaktere überwiegen; und wenn man schließlich auch die Nautiliden mit unserem *Nautilus pompilius* zum Vergleich heranzieht, so würde man rein auf Grund der morphologischen Merkmale diesem auch vielleicht eine Mittelstellung, immerhin doch aber mit nektonischer Tendenz zusprechen. Wie bekannt, lebt ja nun allerdings *Nautilus pompilius* vorwiegend am

Meeresgrunde, und vielleicht könnte man daher, sofern ein Analogieschluß hierbei überhaupt gemacht werden kann, hieraus auch folgern, daß bei Mittelformen eher auf Grundbewohner zu schließen ist, wenn ihnen vielleicht auch die Möglichkeit gegeben war, emporzutauchen, so daß also höchstens bei Formen mit extrem nektonischen Merkmalen wirklich auf vorwiegend schwimmende Lebensweise geschlossen werden kann.

Inwieweit die hier angestellten Erwägungen durch Tatsachen wahrscheinlicher gemacht oder bestätigt werden können, wird erst die Zukunft durch weitere Einzelbeobachtungen zu lehren haben.

Diskussion:

Herr Prof. Jaekel (Greifswald).

Herr Dr. Mortensen (Kopenhagen):

Über eine sessile Ctenophore, Tjalfiella tristoma Mrtsn.

Das merkwürdige Tier (Fig. 1—2) wurde von Herrn Ad. S. Jensen im Jahre 1908 im Umanak-Fjord, West-Grönland, in ca. 500 m Tiefe, auf dem Stiele von *Umbellula Lindahlii* gefunden. Was zuerst auf-

Figur 1.
Junges Exemplar von *Tjalfiella tristoma*, ohne Embryonen. $^{8}/_{1}$.

fällt, ist die turmförmige Verlängerung an jedem Ende des Körpers, aus deren terminalen Öffnung ein einfacher gelber Faden hervortritt. Es ist diese Gestalt das Resultat einer Umbildung des Mundes. Das Tier setzt sich mit dem Munde an dem *Umbellula*-Stiele fest, und der Mund wird somit außer Funktion gesetzt; da es eine

Notwendigkeit ist, eine funktionelle Mundöffnung zu haben, hat das Tier sich in der Weise geholfen, daß jede Mundecke nach oben verlängert und zu einem Turm umgeformt wurde, an dessen oberen Ende somit eine sekundäre Mundöffnung zu liegen kommt. Das Tier hat somit in der Wirklichkeit drei Mundöffnungen, weshalb es *tristoma* genannt wurde. Der gelbe Faden repräsentiert den Tentakel, der ursprünglich in die Mundfurche mündet und somit auch sekundär nach oben gerichtet wurde.

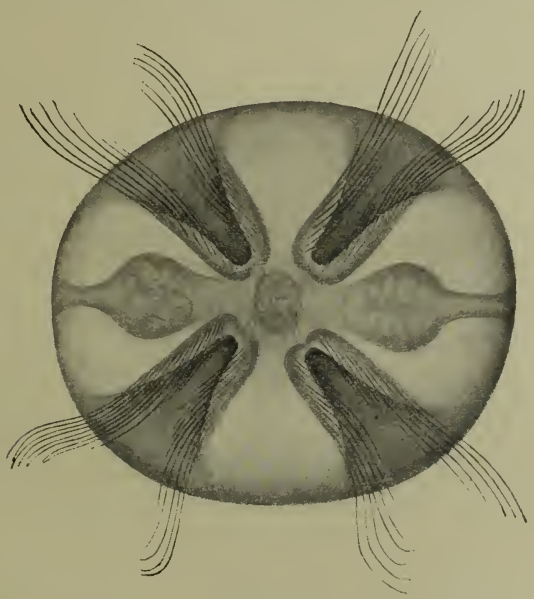
Die Organisation der *Tjalfiella* läßt sich übrigens auf den gewöhnlichen Ctenophorentypus zurückführen, nur fehlen die

Figur 2.

Erwachsenes Exemplar von *Tjalfiella tristoma*, mit vielen Embryonen. $^7/_1$.
br. c. Verästeltes Kanalsystem, *e* Embryonen, *g* Geschlechtsorgane, *i* Haut-Einsenkung (Sinnesorgan?), *t* Tentakel, *tb* Tentakelbasis.

Meridional- und Pharyngealgefäße; außerdem findet sich hier ein eigentümliches, verästeltes Kanalsystem, das dem von *Ctenoplana* und *Coeloplana* entspricht. Das Apicalorgan ist, in Übereinstimmung mit der festsitzenden Lebensweise des Tieres, ganz rudimentär geworden und die Polfelder scheinen ganz zu fehlen. Die Geschlechtsorgane sind höchst auffallend; es sind deren vier Paare vorhanden, die an der Oberseite des Tieres paarig angeordnet sind und ziemlich stark hervorspringen. Jedes Organ enthält, wie sonst bei den Ctenophoren, sowohl Testis wie Ovarium, und zwar sind die ♂- und ♀-Teile der Organe in der für die Ctenophoren eigentümlichen Weise angeordnet. Jedes Organ enthält einen Hohlraum,

der mit dem Hauptkanal des Gastrovascularsystems in Verbindung steht. Über jedem Geschlechtsorgan liegt eine grubenförmige Einsenkung; der eigentümliche Bau des Epithels im Grunde der Einsenkung deutet darauf, daß es ein Sinnesorgan ist; mit den Genitalorganen steht es nicht in direkter Verbindung. Wimperplatten fehlen vollständig, und das Tier ist somit außerstande, sich frei zu bewegen; möglicherweise kann es auf seiner Unterlage langsam dahingleiten. Die Muskulatur der Basalfläche scheint aber nicht das Tier zu aktiven Kriechbewegungen zu befähigen. Es ist also wirklich eine festsitzende Ctenophore, die hier entdeckt wurde.

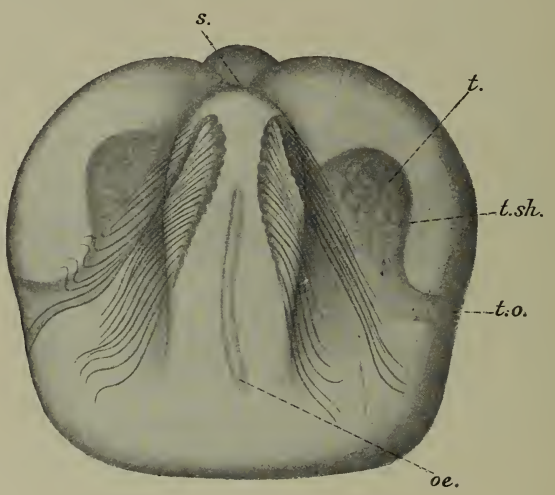


Figur 3.
Embryo von *Tjalfiella tristoma*, zum Ausschlüpfen bereit. Von oben gesehen. $^{40}/_{1}$.

Das Tier bietet auch in einer anderen Beziehung ein unter den Ctenophoren einzig dastehendes Verhältnis: es ist vivipar. Die freigewordenen Eier wandern — so muß man nach den anatomischen Befunden schließen — durch die Hauptkanäle des Gastrovascularsystems in das verästelte Gefäßsystem der Haut, um in den äußersten Ästen sich zu lagern, und hier wird dann für jedes Ei ein Brutraum gebildet, in dem die ganze Entwicklung sich vollzieht. Die Jungen nehmen die Form typischer Cydippen an, mit wohlentwickelten Wimperplättchen (Fig. 3—4). Wenn dies Stadium erreicht ist, brechen sie durch die Eihülle und die Körperhaut des Muttertieres und schwimmen frei herum in gewöhnlicher

Ctenophorenweise. Aber sehr bald setzen sie sich, mit dem Munde, fest; die Wimperplättchen gehen verloren und die Umbildung in die Gestalt des erwachsenen Tieres fängt an.

Was die Verwandtschaftsbeziehungen der *Tjalfiella* betrifft, scheint es unzweifelhaft, daß sie mit *Ctenoplana* nahe verwandt ist und somit zu den Platyctenida gehört. Trotz der auffallenden Unterschiede in der Körpergestalt von *Tjalfiella* und *Ctenoplana* scheint es ganz unnötig, eine besondere Familie für *Tjalfiella* aufzustellen. Es liegen zwar Angaben vor (Willey), nach denen *Ctenoplana* sich in verschiedenen wichtigen anatomischen Verhältnissen ganz abweichend verhält (getrenntgeschlechtlich, mit eigenen



Figur 4.

Embryo von *Tjalfiella tristoma*, Seitenansicht. Dasselbe Stadium wie Fig. 3. $^{40}/_{1}$.
oe. Oesophagus, *s.* Apicalorgan, *t.* Tentakel, innerhalb der Tentakelscheide (*t. sh.*) aufgerollt, *t. o.* Öffnung der Tentakelscheide.

Ausführgängen der Geschlechtsorgane, Magendrüse, Chloragogenzellen, auffallend entwickeltes Muskelsystem); das scheint aber alles auf Mißverständnissen zu beruhen.

In phylogenetischer Beziehung kommt der *Tjalfiella* eine große Bedeutung zu. Bekanntlich haben Selenka und Lang die Theorie aufgestellt, daß die Polycladen von den Ctenophoren her abstammen. Diese Theorie ist neuerdings mehrfach angegriffen worden, besonders von Willey, der behauptet, daß *Ctenoplana* und *Coeloplana* anstatt Übergangsformen zwischen Ctenophoren und Polycladen zu repräsentieren, vielmehr sehr ursprüngliche Formen sind, von denen

einerseits die Polycladen, anderseits die Ctenophoren abstammen. Die Befunde in der Anatomie und Entwicklung der *Tjalfiella* sprechen in der entschiedensten Weise gegen Willey und für die Selenka-Lang'sche Theorie, deren Richtigkeit jetzt fast als definitiv etabliert erscheint. Als Konsequenz davon werden wohl künftig die Ctenophoren von den Coelenteraten abzutrennen und mit den Plathelminthen zu vereinigen sein.

In bezug auf die Frage von der Entstehung der bilateralen aus der radiären Körperform läßt sich aus der *Tjalfiella* etwas von Bedeutung schließen. Als erstes Moment ist die Abflächung der Hauptachse und deren Knickung durch die Vorwärtswanderung des Apicalorgans (Gehirns) anzusehen, wie von Lang dargestellt. Als nächstes Moment kommt dann eine Spaltung nach der Transversalachse in der oralen Hälfte des Tieres. Dies kommt bei *Tjalfiella* in der Bildung eines Paares großer oraler Loben (denen der lobaten Ctenophoren offenbar entsprechend) zum Vorschein; es ist mit der Innenseite dieser Loben, daß die junge *Tjalfiella* sich festsetzt, indem die Loben auseinander geschlagen werden. Ganz entsprechendes Verhältnis findet sich bei *Ctenoplana*. Bei beiden Formen ist nur die Innenseite der Loben bewimpert, die ganze äußere Haut ist nackt. Da nun bei *Coeloplana* ebenso die ganze Unterseite bewimpert ist, die Oberseite aber nackt, liegt es nahe zu schließen, daß die Unterseite auch hier der Innenseite von einem Paare ausgebreiteten oralen Loben entspricht. Auch bei den Polycladen läßt sich eine ähnliche Spaltung der oralen Seite vorfinden, nämlich bei den pelagischen Larvenformen. Die Fortsätze dieser Larven lassen sich ohne Schwierigkeit auf die transversalen Loben von *Tjalfiella* und *Ctenoplana* zurückführen; auch hier kommt ursprünglich Bewimperung nur auf der Innenseite der Loben vor. Später differenzieren sich aus der allgemeinen Bewimperung der Loben die Wimperbänder aus. Diese sind nicht als ein einziges, präorales Band aufzufassen (Lang), sondern als zwei Bänder, ein präorales und ein postorales. Hiermit würde auch der Ursprung der zwei Wimperkränze der *Trochophora*-Larve gegeben sein; auch die bewimperte Partie, die bei der *Trochophora*-Larve zwischen den zwei Wimperkränzen liegt, bekommt durch diese Ableitung seine natürliche Erklärung.

Für die genaue Darstellung der Anatomie, Entwicklung, Biologie und Verwandtschaftsverhältnisse, sowie für die phylogenetischen Erörterungen sei auf die ausführliche Arbeit in The Danish Ingolf-Expedition, Vol. V. 2, Ctenophora, 1912, hingewiesen.

Diskussion:

Frau Dr. Moser (Berlin).

Herr Dr. Mortensen.

Demonstrationen.

Die Herren Prof. Häcker (Halle), Dr. Huth (Berlin), Prof. Hartmann (Berlin), Prof. Gebhardt (Halle) und Dr. Erhard (München) demonstrierten Präparate zu ihren Vorträgen. Herr Prof. Goldschmidt (München) erklärte an seinen Zuchten von Schmetterlingen die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und Herr Prof. Häcker (Halle) zeigte den seit 20 Jahren im Zoologischen Institut lebenden Riesensalamander.

Nach dem Schluß der Versammlung durch den Herrn Vorsitzenden sprach Herr Prof. Klunzinger (Stuttgart) dem letzteren für seine Leitung den Dank der Versammlung aus.

Statuten

der

Deutschen Zoologischen Gesellschaft

mit den Beschlüssen der Versammlungen vom 9. April 1894, vom 29. Mai 1896, vom 10. Juni 1897, vom 11. August 1901 und vom 2. Juni 1909.

§ 1.

Die „Deutsche Zoologische Gesellschaft" ist eine Vereinigung auf dem Gebiete der Zoologie tätiger Forscher, welche den Zweck verfolgt, die zoologische Wissenschaft zu fördern, die gemeinsamen Interessen zu wahren und die persönlichen Beziehungen der Mitglieder zu pflegen.

§ 2.

Diesen Zweck sucht sie zu erreichen

a) durch jährlich einmal stattfindende Versammlungen zur Abhaltung von Vorträgen und Demonstrationen, zur Erstattung von Referaten und zur Besprechung und Feststellung gemeinsam in Angriff zu nehmender Aufgaben.

b) durch Veröffentlichung von Berichten und anderen, in ihrem Umfange vom Stande der Mittel der Gesellschaft abhängigen gemeinsamen Arbeiten.

§ 3.

Die Mitglieder der Gesellschaft sind ordentliche und außerordentliche.

Ordentliches Mitglied kann jeder werden, der als Forscher in irgendeinem Zweige der Zoologie hervorgetreten ist.

Außerordentliches Mitglied kann jeder Freund der Zoologie und der Bestrebungen der Gesellschaft werden, auch wenn er sich nicht als Forscher betätigt hat. Die außerordentlichen Mitglieder haben in allen Angelegenheiten der Gesellschaft nur beratende Stimme.

§ 4.

Anmeldungen zur Mitgliedschaft nimmt der Schriftführer entgegen. Von der erfolgten Aufnahme durch den Vorstand macht er

dem Betreffenden Mitteilung. Der Vorstand entscheidet in zweifelhaften Fällen, ob die Bedingungen zur Aufnahme erfüllt sind.

§ 5.

Jedes Mitglied zahlt zu Anfang des Geschäftsjahres, welches mit dem 1. April beginnt und mit dem 31. März endet, einen Jahresbeitrag von zehn bzw. fünf Mark (s. § 12 Abs. 3) an die Kasse der Gesellschaft [1]).

Die Jahresbeiträge können durch eine einmalige Bezahlung von einhundert Mark gelöst werden.

Wer im Laufe eines Geschäftsjahres eintritt, zahlt den vollen Jahresbeitrag.

Mitglieder, welche der Gesellschaft mindestens 10 Jahre angehört und während dieser Zeit jährlich einen Beitrag von 10 Mark entrichtet haben, können für die Zukunft ihre Beiträge durch eine einmalige Zahlung von fünfzig Mark ablösen.

§ 6.

Der Austritt aus der Gesellschaft erfolgt auf Erklärung an den Schriftführer oder durch Verweigerung der Beitragszahlung.

§ 7.

Die Geschäfte der Gesellschaft werden von einem Vorstande versehen. Derselbe besteht aus:

1. einem Vorsitzenden, welcher in den Versammlungen den Vorsitz führt und die Oberleitung der Geschäfte hat,
2. drei stellvertretenden Vorsitzenden, welche in schwierigen und zweifelhaften Fällen der Geschäftsführung gemeinsam mit den beiden anderen Vorstandsmitgliedern durch einfache Stimmenmehrheit entscheiden,
3. einem Schriftführer, welcher die laufenden Geschäfte besorgt und die Kasse der Gesellschaft führt; er wird nach Ermessen des Vorstandes honoriert.

§ 8.

Die Amtsdauer des Vorstandes erstreckt sich auf zwei Kalenderjahre.

Während ihrer Amtszeit ausscheidende Vorstandsmitglieder werden vom Vorstande auf die Restzeit der Amtsdauer durch Zuwahl ersetzt.

---

[1]) Zu zahlen an die Filiale der Mitteldeutschen Kreditbank in Gießen, Hessen.

§ 9.

Der Schriftführer ist unbeschränkt wieder wählbar. Der Vorsitzende kann nach Ablauf seiner Amtszeit während der nächsten zwei Wahlperioden nicht wieder Vorsitzender sein.

§ 10.

Die Wahl des Vorstandes geschieht durch Zettelabstimmung der ordentlichen Mitglieder. Die Aufforderung dazu, sowie der Vorschlag des Vorstandes für das Amt des Schriftführers, haben rechtzeitig durch den Vorstand zu erfolgen.

Die Wahl geschieht in der Weise, daß jedes Mitglied bis zum 31. Dezember seinen Wahlzettel an den Vorsitzenden einsendet. Zettel, welche nach dem 31. Dezember eingehen, sind ungültig. Der Wahlzettel muß enthalten: 1. einen Namen für das Amt des Vorsitzenden und 2. drei Namen für die Ämter seiner drei Stellvertreter; 3. einen Namen für das Amt des Schriftführers. Diejenigen Mitglieder, auf welche die meisten Stimmen fielen, sind zum ersten bzw. zweiten und dritten stellvertretenden Vorsitzenden gewählt.

Bei Stimmengleichheit für zwei oder mehere der Gewählten entscheidet über deren Reihenfolge das Los.

Lehnen einer oder mehrere der Gewählten die Annahme der Wahl ab, so ist sofort für die Stelle der Ablehnenden eine Ersatzwahl anzuordnen, die innerhalb 6 Wochen vorzunehmen ist.

Das Wahlergebnis stellt der Vorsitzende in Gegenwart eines oder mehrerer Mitglieder der Gesellschaft fest; es wird unter Angabe der Stimmenzahlen im Vereinsorgan bekannt gemacht.

§ 11.

Der neugewählte Vorstand übernimmt die Leitung der Geschäfte, sobald seine Wahl entsprechend den Vorschriften des § 10 vollzogen ist. Bis dahin bleibt der frühere Vorstand im Amt.

§ 12.

Die Jahresversammlung beschließt über Ort und Zeit der nächstjährigen Versammlung. In Ausnahmefällen, wenn unüberwindliche Hindernisse das Stattfinden der Versammlung an dem von der vorjährigen Versammlung beschlossenen Orte oder zu der von ihr festgesetzten Zeit unmöglich machen, kann der Vorstand beide bestimmen.

Die Vorbereitnng der Versammlungen und die Einladung dazu besorgt der Vorstand. Er bestimmt auch die Dauer der Versammlungen.

Über jede Versammlung wird ein Bericht veröffentlicht. Von diesem erhält jedes Mitglied, welches einen Jahresbeitrag von 10 Mark entrichtet oder gemäß § 5 Abs. 3 die Jahresbeiträge durch eine einmalige Zahlung abgelöst hat, ein Exemplar unentgeltlich.

§ 13.

Die Jahresbeiträge dienen zunächst zur Bestreitung der Unkosten, welche aus den in den vorhergehenden Paragraphen aufgeführten Geschäften erwachsen.

Das Übrige wird auf Antrag des Vorstandes und nach Beschluß der Jahresversammlung im Sinne des § 2, unter b, verwendet.

§ 14.

Der Rechnungsabschluß des Geschäftsjahres wird von dem Schriftführer der Jahresversammlung vorgelegt, welche auf Grund der Prüfung der Rechnung durch zwei von ihr ernannte Revisoren Beschluß faßt.

§ 15.

Als Organ für alle geschäftlichen Veröffentlichungen der Gesellschaft dient der „Zoologische Anzeiger".

§ 16.

Anträge auf Abänderung der Statuten müssen mindestens zwei Monate vor der Jahresversammlung eingebracht und spätestens einen Monat vor der Jahresversammlung den Mitgliedern besonders bekannt gemacht werden. Zur Annahme solcher Anträge ist $^2/_3$-Majorität der Anwesenden erforderlich.

§ 17.

Wird ein Antrag auf Auflösung der Gesellschaft gestellt, so ist er vom Vorsitzenden zur schriftlichen Abstimmung zu bringen. Die Auflösung ist beschlossen, wenn $^3/_4$ aller Mitglieder dafür stimmen. Die darauf folgende letzte Jahresversammlung entscheidet über die Verwendung des Gesellschaftsvermögens.

Verzeichnis der Mitglieder 1911/12[1]).

* = lebenslängliches Mitglied.

Die hinter dem Namen stehenden Zahlen bedeuten das Jahr des Eintritts.

(Etwaige Fehler sowie Änderungen von Adressen sind dem Schriftführer mitzuteilen.)

A. Ordentliche Mitglieder.

1. *v. Apáthy, Professor Dr. St. (1890) . . . Kolozsvár (Klausenburg).
2. Apstein, Professor Dr. C. (1897) . . . . . Berlin N. 4, Zoolog. Institut, Invalidenstr. 43.
3. Assmuth, P. Jos., S.J. St. Xaviers College (1909) Bombay.
4. Auerbach, Professor Dr. (1911) . . . . . Karlsruhe, Großh. Museum.
5. Augener, Dr. Hermann (1906) . . . . . Hamburg, Bürgerweide 40.
6. Balss, Dr. H., Assistent am Zool. Museum (1909) München, Alte Akademie, Neuhauserstr.
7. Baltzer, Dr. F., Privatdozent (1908) . . . . Würzburg, Zoolog. Institut.
8. *Barthels, Dr. Ph. (1896) . . . . . Königswinter a. Rh., Hauptstr.
9. Becher, Dr. S., Privatdozent (1912) . . . . Gießen, Zoolog. Institut.
10. van Bemmelen, Prof. Dr. (1912) . . . . . Groningen, Holland, Zoolog. Institut.
11. *Bergmann, Dr. W. (1905) . . . . . Eigenheim bei Wiesbaden.
12. Berndt, Dr. Wilh., Abteilungsvorsteher am Zoolog. Institut (1906) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
13. Blanc, Prof. Dr. H. (1911) . . . . . Lausanne, Schweiz.
14. *Blanchard, Professor Dr. Raphael (1893) . Paris, 226 Boulev. St.-Germain.
15. *Blochmann, Professor Dr. Fr. (1891) . . . Tübingen.
16. *Böhmig, Professor Dr. L. (1891) . . . . . Graz, Morellenfeldg. 33.
17. Börner, Dr. C. (1908) . . . . . St. Julien bei Metz.
18. *Borgert, Professor Dr. A. (1896) . . . . . Bonn, Kaufmannstr. 45.
19. *Boveri, Professor Dr. Th. (1891) . . . . . Würzburg.
20. *Brandes, Professor Dr. G., Direktor des Zoolog. Gartens (1891) . . . . . Dresden.
21. *Brandt, Geh. Regierungsrat Professor Dr. K. (1894) . . . . . Kiel, Düppelstr. 3.
22. *Brauer, Professor Dr. Aug., Direktor des Zoologischen Museums (1891) . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
23. Braun, Geh. Regierungsrat Professor Dr. M. (1890) . . . . . Königsberg i. Pr., Zoolog. Museum.
24. *Bresslau, Professor Dr. Ernst (1902) . . . Straßburg i. E., Zoolog. Institut.
25. Brüel, Prof. Dr. L. (1899) . . . . . Halle a. S., Zool. Institut.
26. v. Brunn, Dr. M. (1899) . . . . . Hamburg, Naturhist. Museum.

---

[1]) Abgeschlossen am 20. Juli 1912.

27. Buchner, Dr. P., Privatdozent (1911) . . . München, Zoolog. Institut Alte Akademie.
28. *Bütschli, Geh. Hofrat Professor Dr. O. (1890) Heidelberg.
29. *v. Buttel-Reepen, Professor Dr. H. (1902) . Oldenburg, Gr.
30. *Chun, Geheimer Rat Professor Dr. C. (1890) Leipzig, Zoolog. Institut.
31. Collin, Professor Dr. Anton (1890) . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Museum für Naturkunde.
32. Cori, Professor Dr. C. J., Zoolog. Station (1891) Triest, Passeggio S. Andrea.
33. *Dahl, Professor Dr. Fr. (1892) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zool. Museum.
34. *v. Dalla Torre, Professor Dr. K. W. (1890) Innsbruck, Claudiastr. 6 II.
35. Dampf, Dr. A., Assistent . . . . . Königsberg i. Pr., Zool. Mus.
36. Daudt, Dr. Wilhelm, Oberlehrer (1901) . . Mainz, Bingerstr. 15.
37. Deegener, Professor Dr. P. (1902) . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Institut.
38. Demoll, Dr., Privatdozent u. Assistent am Zoolog. Institut (1909) . . . . . Gießen.
39. Dieffenbach, Dr. (1912) . . . . . Leipzig, Zool. Instit., Talstr.
40. Dingler, Dr. Max (1908) . . . . . Murnau, Villa Aumüller Bayern.
41. *Döderlein, Professor Dr. L. (1890) . . . . Straßburg i. E., Illstaden 30.
42. *Doflein, Professor Dr. Franz . . . . . Freiburg i. Br., Zool. Instit.
43. Dohrn, Professor Dr. Reinhard (1907) . . . Neapel, Acquario.
44. *Dreyer, Dr. Ludwig (1895) . . . . . Wiesbaden, Schubertstr. 1.
45. *Driesch, Prof. Dr. Hans (1890) . . . . . Heidelberg.
46. Duncker, Dr. G. (1899) . . . . . Hamburg, Naturhistor. Museum.
47. Duncker, Dr. H., Oberlehrer (1912) . . . . Bremen, Rheinstr. 6.
48. *Eckstein, Professor Dr. K. (1890) . . . . Eberswalde bei Berlin.
49. Ehlers, Geh. Regierungsrat Professor Dr. E. (1890) . . . . . Göttingen.
50. Ehrmann, P., Seminaroberlehrer . . . . . Leipzig-Gohlis, Eisenacher Straße 15.
51. Eisig, Professor Dr. H. (1891) . . . . . Neapel, Acquario.
52. Erdmann, Dr. Rh. Frl. (1910) . . . . . Berlin-Wilmersdorf, Nassauische Str. 17 I.
53. Erhard, Dr. Hub. (1911) . . . . . München, Zoolog. Institut Alte Akademie.
54. Escherich, Dr. K., Professor an der Forstakademie (1899) . . . . . Tharandt.
55. *Field, Dr. Herbert H. (1892) . . . . . Zürich-Neumünster.
56. *Fleischmann, Professor Dr. A. (1903) . . . Erlangen.
57. *Franz, Dr. Viktor (1907) . . . . . Frankfurt a. M., Neurologisches Institut.
58. Freund, Dr. Ludwig, Privatdozent u. Assistent am K. K. Tierärztlichen Institut der Deutschen Universität (1906) . . . . Prag II, Taborgasse 48.
59. Friederichs, Dr. Karl, Zoologe und Phytologe beim Kais. Gouvern. . . . . Apia, Samoa.
60. *Friese, Dr. H. (1890) . . . . . Schwerin i. M., Kirchenstraße, Friesenhaus.

61. *Frisch, Dr. K. v., Privatdozent (1911) . . München, Zoolog. Institut Alte Akademie.
62. *Fritze, Prof. Dr. Ad., Abteilungsdirektor des Museums (1895) . . . . . Hannover, Rumannstr. 13.
63. *Fullarton, J. H. (1896) . . . . . Edinburgh, Fishery Board of Scotland.
64. *Gaupp, Professor Dr. E. (1909) . . . . . Königsberg i. Pr., Anatomie.
65. Gebhardt, Prof. Dr. F. A. M. W. (1912) . Halle a. S., Stephanstr. 1 I.
66. Gerhardt, Prof. Dr. Ulrich (1905) . . . . . Breslau, Zoolog. Institut.
67. Gering, Dr. Gustaf (1912) . . . . . Halle a. S., Zoolog. Institut.
68. Giesbrecht, Dr. W. (1894) . . . . . Neapel, Acquario.
69. Glaue, Dr. Heinrich, Korvettenkapitän a. D. (1906) . . . . . Kiel, Zoolog. Institut.
70. *Goette, Professor Dr. A. (1890) . . . . . Straßburg i. E., Spachallee.
71. Goldschmidt, Professor Dr. R. (1902) . . . München, Alte Akademie.
72. Gonder, Dr. R. (1911) . . . . . Frankfurt a. M., Speyerhaus.
73. *v. Graff, Hofrat Professor Dr. L. (1890) . Graz, Attemsgasse 24.
74. *Grobben, Professor Dr. C. (1890) . . . . Wien XVIII, Anton-Frankg. 11.
75. *Gruber, Professor Dr. A. (1890) . . . . . Freiburg i. B., Stadtstr. 3.
76. Gruber, Dr. K., Privatdozent (1911) . . . . München, Zoologisches Institut, Alte Akademie.
77. Grünberg, Dr. K. (1906) . . . . . Berlin N. 4, Zoolog. Museum, Invalidenstr. 43.
78. Gruner, Dr. Max (1901) . . . . . Berlin-Halensee, Hobrechtstraße 10.
79. *de Guerne, Baron Jules (1893) . . . . . Paris, rue de Tournon 6.
80. Günther, Dr. Konrad, Privatdozent (1903) . Freiburg i. Br., Karlspl. 36.
81. *Häcker, Professor Dr. V. (1891) . . . . . Halle a. S., Zoolog. Institut.
82. Haempel, Dr. Oskar, Assistent an der K. K. Landw. Chem. Versuchsstation Abt. für Fischerei (1908) . . . . . Wien II, Trunner Straße 3.
83. *Hagmann, Dr. Gottfried (1909) . . . . . Para, Nordbrasilien, Caixa postal 31.
84. Hamann, Professor Dr. O. (1890) . . . . . Steglitz b. Berlin.
85. *Hamburger, Dr. Clara Frl., Assistent am Zoolog. Institut (1906) . . . . . Heidelberg.
86. Hammer, Dr. Ernst (1906) . . . . . Berlin W. 15, Konstanzer Straße 81 II.
87. Hanitzsch, Dr. P. (1912) . . . . . Leipzig, Zool. Instit., Talstr. 33.
88. v. Hanstein, Professor Dr. R. (1902) . . . Berlin-Gr.-Lichterfelde, Karlstraße 40.
89. Harms, Dr. W., Privatdozent (1908) . . . Marburg (Bez. Cassel), Zoolog. Institut.
90. Hartert, Dr. Ernst, Zoolog. Museum (1890) Tring, Herts., England.
91. *Hartlaub, Professor Dr. Cl. (1890) . . . . Helgoland, K. Biolog. Anstalt.
92. Hartmann, Professor Dr. M., Institut für Infektionskrankheiten (1902) . . . . . Frohnau b. Berlin.
93. *Hartmeyer, Dr. Robert (1899) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Museum.

94. Hase, Dr. A., Privatdozent (1912) . . . . Jena, Zoolog. Institut.
95. Hasse, Geh. Medizinalrat Professor Dr. C. (1890) . . . . . Breslau, Anatom. Institut.
96. *Hatschek, Professor Dr. B. (1891) . . . . Wien IX, Maximilianplatz 10.
97. *Heider, Professor Dr. K. (1892) . . . . Innsbruck, Falkstr. 14.
98. v. Heider, Professor Dr. Arthur R. (1894) . Graz, Maiffredygasse 2.
99. Hein, Dr. W., Wissenschaftl. Mitglied der K. Bayr. Biolog. Versuchsstation, Direktor der Fischereischule Starnberg (1905) . . . . . München, Franz Josefstr. 13.
100. *Heincke, Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Fr., Direktor der K. Biolog. Anstalt (1891) Helgoland.
101. Heine, Ferdinand, Amtsrat (1906) . . . . Kloster Hadmersleben, Reg.-Bez. Magdeburg.
102. Heinroth, Dr. O. (1899) . . . . . Berlin W. 62, Zoolog. Garten, Kurfürstendamm 99.
103. Heller, Professor Dr. C. (1891) . . . . . Innsbruck, Tempelstr. 10.
104. *Hempelmann, Dr. F., Privatdozent (1905) Leipzig, Zoolog. Institut.
105. *Henking, Professor D. H. (1890) . . . . Gr.-Lichterfelde, Bellevuestraße 13.
106. Hentschel, Dr. G. (1912) . . . . . Hamburg, Naturhistor. Museum.
107. Herold, W., Kais.-Wilh.-Inst. f. Landwirtsch. (1912) . . . . . Bromberg.
108. *Hertwig, Geh. Hofrat Professor Dr. R. (1890) . . . . . München, Schackstr. 2.
109. Hess, Professor Dr. W. (1890) . . . . . Hannover.
110. Hesse, Professor Dr. R. (1898) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 42, Landwirtsch. Hochschule.
111. v. Heyden, Professor Dr. L., Major a. D. (1890) Bockenheim-Frankfurt a. M.
112. *Heymons, Professor Dr. Richard (1892) . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Museum.
113. *Hilger, Dr. C. (1891) . . . . . Essen, Chausseestr. 12/14.
114. Hilzheimer, Dr. M., Privatdozent a. d. Technischen Hochschule (1906) . . . . . Stuttgart, Naturhistor. Museum.
115. *Hofer, Professor Dr. Bruno (1894) . . . . München, Veterinärstr. 6.
116. Hoffmann, Dr. K. R. (1908) . . . . . Basel, St.-Alban-Anlage 27.
117. *Hoffmann, Prof. Dr. R. W. (1899) . . . Göttingen, Zoolog. Institut.
118. Hoyle, William E., Direktor of the National Museum of Wales (1903) . . . . . Cardiff, England.
119. Hüeber, Dr. Th., Generaloberarzt a. D. (1903) Ulm, Heimstr. 7.
120. Imhof, Dr. O. Em. (1890) . . . . . Windisch-Aargau b. Brugg i. Schweiz.
121. Jacobi, Professor Dr. Arnold, Direktor des Kgl. Zoolog. Museums (1901) . . . . Dresden-Altstadt, Zwinger.
122. *Jaekel, Professor Dr. O. (1893) . . . . . Greifswald, Geolog. Institut.
123. *Janet, Charles, Ingénieur des Arts et Manufactures (1897) . . . . . Beauvais-Oise, Villa des Roses.
124. Janson, Prof. Dr. O (1909) . . . . . Cöln a. Rh., Naturhist. Museum.
125. Japha, Dr. Arnold, Privatdozent (1907) . Halle a. S., Zoolog. Institut.

126. Jollos, Dr. Victor (1911) . . . . . München, Alte Akademie, Zool. Institut.
127. Jordan, Prof. Dr. H. (1902) . . . . . Tübingen, Mühlstraße 14.
128. Jordan, Dr. K., Zoolog. Museum (1901) . Tring, Herts., England.
129. Kaiser, Dr. Joh. (1891) . . . . . Leipzig-Lindenau, Merseburger Straße 127.
130. Kathariner, Professor Dr. L. (1902) . . . Freiburg, Schweiz.
131. Kautzsch, Dr. G. (1910) . . . . . Kiel, Zoolog. Institut.
132. *v. Kennel, Professor Dr. J. (1891) . . . Jurjew (Dorpat), Rußland.
133. *Klinkhardt, Dr. Werner (1907) . . . . . Leipzig, Turnerstr. 22.
134. *Klunzinger, Professor Dr. C. B. (1890) . Stuttgart, Hölderlinstr.
135. Kobelt, Professor Dr. W. (1890) . . . . . Schwanheim a. M.
136. *v. Koch, Professor Dr. G. (1890) . . . . Darmstadt, Victoriastr. 49.
137. *Kohl, Dr. C. (1891) . . . . . Stuttgart, Kriegsbergstr. 15.
138. *Köhler, Dr. Aug. (1892) . . . . . Jena, Löbdergraben 11.
139. Köhler, Professor Dr. R. (1897) . . . . . Lyon, 29 rue Guillard.
140. *Kolbe, Professor H. J. (1892) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Museum für Naturkunde.
141. *Kollmann, Professor Dr. J. (1890) . . . Basel, St. Johann 88.
142. *König, Professor Dr. A. (1890) . . . . . Bonn, Koblenzer Str. 164.
143. *Korschelt, Geh. Regierungsrat, Professor Dr. E. (1891) . . . . . Marburg (Bez. Cassel).
144. Kraepelin, Professor Dr. C., Direktor des Naturhistorischen Museums (1897) . . Hamburg, Lübecker Str. 29.
145. Krauß, Dr. H. A. (1896) . . . . . Tübingen, Kaiserstr. 6.
146. Krimmel, Dr. Otto, Professor am höheren Lehrerinnen-Seminar (1908) . . . . . Stuttgart, Neckarstr. 39 A.
147. Krüger, Dr. (1911) . . . . . Berlin N. 4, Landwirtsch. Hochschule, Zoolog. Institut.
148. *Kühn, Dr. A., Privatdozent (1908) . . . Freiburg i. B., Reiterstr. 10.
149. Kükenthal, Professor Dr. W. (1893) . . . Breslau, Zoologisches Institut, Sternstraße.
150. Künkel, Carl, Schulkommissär (1900) . . . Mannheim, Karl-Ludwigstr. 3 II.
151. *v. Künssberg, Dr. Katharina Freifrau (1910) Heidelberg, Bergstr.
152. Kuttner, Dr. Olga Frl. (1911) . . . . . Halle a. S., Zoolog. Institut.
153. Lameere, Professor Dr. Aug. (1896) . . . Brüssel, 10 Avenue du Haut Pont.
154. Lampert, Oberstudienrat Professor Dr. K. (1895) . . . . . Stuttgart, Naturalienkabinett.
155. *Lang, Professor Dr. A. (1890) . . . . . Zürich IV Oberstraß, Rigistr. 50.
156. Langhoffer, Professor Dr. Aug. (1901) . . Zagreb (Kroatien).
157. Lauterborn, Professor Dr. R. i. Heidelberg (1895) . . . . . Ludwigshafen a. Rh.
158. Lehmann, Professor Dr. Otto, Museumsdirektor (1902) . . . . . Altona.
159. Leiber, Dr. A., (1903) . . . . . Breisach i. B.
160. v. Lendenfeld, Professor Dr. R. (1892) . . Prag.
161. Lenz, Professor Dr. H. (1890) . . . . . Lübeck, Naturhist. Museum.
162. v. Linden, Professor Dr. Maria Gräfin (1902) Bonn a. Rh., Quantiusstr. 13.

163. List, Professor Dr. Th., Landesmuseum und Technische Hochschule (1903) . . . . Darmstadt, Stiftstr. 29.
164. *Löhner, Dr. med. et phil. Privatdozent, Leopold (1912) . . . . . Graz, Physiolog. Institut der Universität, Steiermark.
165. Lohmann, Professor Dr. H. (1907) . . . . Kiel, Zoolog. Institut.
166. *Looss, Professor Dr. A. (1891) . . . . . Cairo, School of Medicine.
167. *Ludwig, Geh. Regierungsrat Professor Dr. H. (1890) . . . . . Bonn, Colmantstr. 32.
168. *Lühe, Professor Dr. M. (1895) . . . . . Königsberg i. Pr., Mitteltragheim 4.
169. *Maas, Professor Dr. O. (1891) . . . . . München, Zoolog. Institut, Alte Akademie.
170. *Malsen, Dr. Hans Freiherr von (1906) . . Malseneck, Post Kraiburg. Bayern.
171. Marcus, Dr. K. (1912) . . . . . Jena, Zoolog. Institut.
172. *v. Marenzeller, Dr. Emil (1890) . . . . . Wien VIII, Tulpengasse 5, k. k. Naturhist. Hofmuseum.
173. Mark, Professor Dr. E. L. (1911) . . . . Cambridge, Mass. Harvard Univ. Zool. Labor., U. S. A.
174. Martin, Dr. Paul, Professor der Tieranatomie an der Universität (1902) . . . . . Gießen.
175. *Martini, Dr. E., Privatdozent und Assistent am Zoolog. Institut (1906) . . . . . Tübingen.
176. Matschie, Paul, Professor (1899) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Museum.
177. *Matzdorff, Dr. C., Direktor der V. Realschule (1891) . . . . . Berlin NW. 5, Stephanstr. 2.
178. Meisenheimer, Professor Dr. Joh. (1897) . Jena, Zoolog. Institut.
179. *Merton, Dr. Hugo (1907) . . . . . Heidelberg, Zoolog. Institut.
180. Metzger, Geh. Regierungsrat Professor Dr. A. (1890) . . . . . Hann.-Münden, Bismarckstr. 7.
181. Meyer, Dr. Werner (1910) . . . . . Hamburg 11, Hopfenmarkt 16.
182. *Michaelsen, Professor Dr. W. (1897) . . Hamburg, Naturhist. Museum.
183. Milani, Oberförster Dr. Alfons (1893) . . . Eltville.
184. Moser, Dr. F. Hoppe-, Frau (1911) . . . Berlin-Wilmersdorf, Kaiserallee 222.
185. *Mrázek, Professor Dr. Alois (1896) . . . Prag II, 1807 Fügnerplatz.
186. *Müller, Professor Dr. G. W. (1892) . . . Greifswald, Brinkstr. 3.
187. Müller, Dr. K., Meereslaborat. (1912) . . . Kiel, Karlstr. 42.
188. *Nalepa, Professor Dr. A. (1891) . . . . . Wien V 1, k.k. Staatsgymnasium.
189. Neresheimer, Dr. Eugen, Abteilungsvorstand an der K. K. Landwirtschaftl. Chem. Versuchsstation (1903) . . . . . Wien II, Trunner Str. 3.
190. Neubauer, Dr. R. (1912) . . . . . Krosigk, Saalkreis.
191. *Nieden, Dr. Fritz (1909) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Museum.
192. Nüßlin, Hofrat Professor Dr. O. (1895) . . Karlsruhe, Parkstr. 9.

193. *Obst, Dr. Paul (1904) . . . . . Berlin W. 57, Winterfeldstr. 12.
194. *Oka, Professor Dr. Asajiro (1896) . . . . Tokyo, Japan, Koto Shihan-Gakko.
195. *Ortmann, Dr. Arnold E. (1890) . . . . . Pittsburg, Pa., Carnegie Museum, Shenley Park.
196. *Pappenheim, Dr. P. (1906) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoologisches Museum.
197. Pauly, Professor Dr. A. (1894) . . . . . München, Rinmillerstr. 10 III.
198. *Penther, Dr. A. (1898) . . . . . Wien I, k. k. Hofmuseum, Burgring 7.
199. *Petersen, Mag. Wilh., Direktor der Petri-Realschule (1892) . . . . . Reval.
200. *Petrunkewitsch, Dr. Alexander, Honorary Curator for Arachnida at the American Museum of Nat. Hist. (1903) . . . . Mont Clair, New Jersey, 54 Walnut Street.
201. *Pfeffer, Professor Dr. Georg (1893) . . . Hamburg, Naturh. Museum.
202. Piesberger, Dr. med. F., Augenarzt (1908) Stuttgart, Schellingstr. 19.
203. Pintner, Prof. Dr. (1912) . . . . . Wien, 1. Zoolog. Inst. Universität, Österreich.
204. *Plate, Professor Dr. L., Direktor des Zoolog. Instituts (1890) . . . . . Jena.
205. *Poche, F. (1911) . . . . . Wien I, Singerstr. 2 III.
206. Popofsky, Dr. (1912) . . . . . Magdeburg, Bötticherstr. 36.
207. H. Prell (1908) . . . . . Loschwitz-Dresden, Schillerstraße 27.
208. Priemel, Dr. Kurt, Direktor des Zoolog. Gartens (1909) . . . . . Frankfurt a. M.
209. Prowazek, Dr. Stanislaus Edler v. Lanov (1903) Hamburg, Institut für Schiffs- u. Tropenkrankheiten.
210. Pütter, Professor Dr. A. (1900) . . . . . Bonn a. Rh., Physiolog. Institut.
211. Rauther, Dr. Max (1905) . . . . . Jena, Zoolog. Institut.
212. Rawitz, Professor Dr. B. (1890) . . . . . Berlin W. 35, Blumes Hof 3.
213. Reh, Dr. L. (1902) . . . . . Hamburg, Naturhistor. Museum.
214. Reibisch, Dr. J., Zoolog. Institut (1907) . Kiel, Adolfstr. 59 I.
215. *Reichenbach, Professor Dr. H. (1890) . . Frankfurt a. M., Unterlindau.
216. Reichenow, Dr. Eduard (1912) . . . . . Berlin-Friedenau, Lefèvre-straße 25 I.
217. Reichensperger, Dr. A., Privatdozent (1911) Bonn a. Rh., Zoolog. Institut.
218. *Rengel, Professor Dr. C. (1900) . . . . Berlin-Schöneberg, Stierstr. 19.
219. Reuß, Dr. Hans, Assistent an der Biolog. Versuchsstation (1906) . . . . . München, Veterinärstr. 6.
220. *Rhumbler, Professor Dr. L. (1893) . . . Hann.-Münden, Forstakademie.
221. Richters, Prof. Dr. Ferd. (1890) . . . . . Frankfurt a. M., Wiesenau 22.
222. Rohde, Professor Dr. E. (1905) . . . . . Breslau, Zoolog. Institut.
223. *v. Rothschild, Baron Dr. W. (1900) . . . Tring, Herts., England.
224. Roux, Dr. Jean, Custos am Naturhist. Museum (1909) . . . . . Basel.
225. *Roux, Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Wilh. (1895) Halle a. S., Anat. Institut.

226. Sachse, Dr. R. (1912) . . . . . Leipzig, Zoolog. Instit., Talstr.
227. *Samter, Dr. M. (1900) . . . . . Halensee-Berlin, Friedrichsruher Str. 21.
228. *Sarasin, Dr. Fritz (1890) . . . . . Basel, Spitalstr. 22.
229. *Sarasin, Dr. Paul (1890) . . . . . Basel, Spitalstr. 22.
230. *Schaxel, Dr. Jul., Privatdozent und Assistent am Zoolog. Institut (1910) . . . . . Jena.
231. *Schauinsland, Professor Dr. H., Direktor (1890) . . . . . Bremen, Humboldtstr.
232. Schellack, Dr. C. . . . . Berlin-Gr.-Lichterfelde W., Bahnstr. 54.
233. Schleip, Prof. Dr. Waldemar (1906) . . . Freiburg i. Br., Zoolog. Institut.
234. Schmeil, Professor Dr. O. (1906) . . . . . Heidelberg, Schloß Wolfsbrunnenweg 29.
235. *Schmidt, Privatdozent Dr. W. J. (1909) . Bonn a. Rh., Zoolog. Institut.
236. *Schmitt, Prof. Dr. F. (1902) . . . . . München, Tierärztl. Hochsch., Veterinärstr. 6.
237. *Schröder, Dr. Olaw (1906) . . . . . Heidelberg, Blumenthal Str. 26.
238. Schuberg, Regierungsrat Professor Dr. A. (1890) . . . . . Berlin-Gr.-Lichterfelde-West, Knesebeckstr. 7.
239. *Schuckmann, Dr. W. v. (1909) . . . . . Freiburg i. Br., Zoolog. Institut.
240. Schultze, Professor Dr. L. S. (1897) . . . Kiel.
241. *Schulze, Geh. Regierungsrat Professor Dr. F. E. (1890) . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Institut.
242. Schwalbe, Professor Dr. G. (1890) . . . . Straßburg i. E., Schwarzwaldstraße 39.
243. Schwangart, Prof. Dr. F. (1903) . . . . . Neustadt a. H.
244. *Seitz, Professor Dr. A. (1891) . . . . . Darmstadt, Bismarckstr. 59.
245. de Selys Longchamps, Dr. Marc (1911) . . Brüssel, 61 Avenue Jean Linden.
246. *Semon, Professor Dr. R. (1893) . . . . . München 23, Martiusstr. 7.
247. *Simroth, Professor Dr. H. (1890) . . . . Leipzig-Gautzsch, Kregelstr. 12.
248. Soldanski, H. (1912) . . . . . Berlin N. 4, Zoolog. Museum, Invalidenstr. 43.
249. *Spangenberg, Professor Dr. Fr. (1890) . . Aschaffenburg.
250. Spemann, Professor Dr. Hans (1900) . . . Rostock, Zoolog. Institut.
251. *Spengel, Geh. Hofrat Professor Dr. J. W. (1890) . . . . . Gießen.
252. *Spuler, Professor Dr. A. (1892) . . . . . Erlangen, Heuwaagstr.
253. *Steche, Dr. med. et phil., Privatdozent (1907) Leipzig, Zoolog. Institut.
254. Stechow, Dr. Eb. (1910) . . . . . München, Zoolog. Sammlungen, Alte Akademie.
255. *Steindachner, Hofrat Dr. Franz (1890) . . Wien I, Burgring 7, k. k. Hofmuseum.
256. Steinhaus, Dr. Otto, Assistent am Naturhist. Museum (1899) . . . . . Hamburg, Naturhist. Museum, Steinthorwall.
257. Steinmann, Prof. Dr. Paul (1908) . . . . Aarau, Kantonschule, Schweiz.

258. *Stempell, Professor Dr. W. (1899) . . . Münster i. W.
259. *Steuer, Professor Dr. Adolf, k. k. Zoolog. Institut der Universität (1906) . . . . Innsbruck, Tirol.
260. *Stiles, Prof. Dr. Charles Wardell (1894) . Washington, D. C., U. S. A. Public Health and Marine Hospital Service Hygienic Laboratory.
261. *Stitz, Herm., Lehrer (1900) . . . . . Berlin NW., Essener Str. 4.
262. *zur Strassen, Professor Dr. O., Direktor des Senckenbergischen Museums (1895) . Frankfurt a. M., Senckenbergisches Museum, Victoriaallee 7.
263. Strodtmann, Direktor Dr. S. (1897) . . . Wilhelmsburg a. Elbe.
264. *Strohl, Dr. Hans (1909) . . . . . Zürich, Zoolog. Institut.
265. Strubell, Professor Dr. Ad. (1891) . . . . Bonn, Niebuhrstr. 51.
266. Studer, Professor Dr. (1911) . . . . . Bern, Zoolog. Anstalt.
267. *v. Stummer-Traunfels, Dr. Rud. (1896) . Graz, Zoolog. Institut.
268. Sturany, Dr. R., Kustos am k. k. Naturhistor. Hofmuseum (1900) . . . . . Wien I, Burgring 7.
269. Süßbach, Dr. phil. (1905) . . . . . Breslau, Alexanderstr. 23.
270. Taschenberg, Professor Dr. O. (1890) . . . Halle a. S.
271. Teichmann, Dr. E. (1902) . . . . . Frankfurt a. M., Steinlestr. 33.
272. Thesing, Dr. Curt (1906) . . . . . Leipzig, Teubners Verlag.
273. *Thiele, Professor Dr. Joh. (1891) . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Museum.
274. *Thienemann, Privatdozent Dr. Aug. (1912) Münster i. W., Landwirtschaftliche Versuchsstation.
275. *Thorsch, Dr. Emil, Assistent am Anatom. Institut der Deutschen Universität (1909) Prag.
276. Tönniges, Prof. Dr. Carl, Assistent am Zoolog. Institut (1902) . . . . . Marburg (Bez. Cassel).
277. Tornier, Professor Dr. G. (1905) . . . . . Berlin N. 4, Zoolog. Museum, Invalidenstr. 43.
278. Ude, Prof. Dr. (1911) . . . . . Hannover, Lavesstr. 28 III.
279. *Vanhöffen, Professor Dr. E. (1897) . . . Berlin N. 4, Zoolog. Museum, Invalidenstr. 43.
280. Vejdovský, Professor Dr. F. (1900) . . . . Prag, Zoolog. Instit. Böhm. Universität.
281. Versluys, Professor Dr. J., Zoolog. Institut (1907) . . . . . Gießen, Wilhelmstr. 41.
282. Voeltzkow, Prof. Dr. (1911) . . . . . Berlin W. 30, Luitpoldstr. 3 III.
283. *Voigt, Professor Dr. W. (1890) . . . . . Bonn, Maarflachweg 4.
284. Voß, Dr. Friedrich, Privatdozent, Assistent am Zoolog. Institut (1906) . . . . . Göttingen.
285. v. Voß, Dr. H. (1911) . . . . . Straßburg i. E., Zoolog. Instit.
286. Vosseler, Professor Dr. J., Direktor des Zoologischen Gartens (1900) . . . . Hamburg, Zoolog. Garten.
287. Wagner, Dr. K. (1911) . . . . . Riga (Rußland), Mühlenstr. 60.
288. *v. Wagner, Professor Dr. Fr. (1890) . . Graz, Steiermark, Zool. Institut.

289. *Wahl, Professor Dr. Bruno, k. k. Landwirt.-bakteriol. Pflanzenstation (1900) — Wien II, Trunnerstr. 1.
290. Wasmann, E. S. J. (1891) . . . . . — Valkenburg (L.) Holland, Ignatius-Kolleg.
291. Weber, Dr. L., Sanitätsrat, Leitender Arzt am Krankenhaus vom Roten Kreuz (1904) — Kassel.
292. *Weber, Professor Dr. Max (1890) . . . . — Eerbeck, Holland.
293. *Weismann, Wirkl. Geh. Rat, Exzellenz, Professor Dr. A. (1890) . . . . . — Freiburg i. B.
294. *Weltner, Professor Dr. W. (1890) . . . . — Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Museum.
295. Wenck, Wilhelm (Löbbecke-Museum, Naturhistorische Sammlung der Stadt Düsseldorf), Oberlehrer (1906) . . . . . — Düsseldorf-Grafenburg, Burgmüllerstr. 16.
296. Wilhelmi, Dr. J., wiss. Mitglied d. Kgl. Prüfungs- und Untersuchungsanstalt für Wasserversorgung und Abwässerbeseitigung (1906) . . . . . — Berlin-Friedenau, Rubensstraße 25 I.
297. Will, Professor Dr. L. (1890) . . . . . — Rostock.
298. *Winter, F. (1901) . . . . . — Frankfurt a. M., Lithographische Kunstanstalt Werner und Winter.
299. Wolf, Dr. Eugen (1904) . . . . . — Süßen, Württemberg.
300. Wolff, Dr. Max (1910) . . . . . — Bromberg-Schöttersdorf, Promenadenstr. 12 I.
301. *Woltereck, Professor Dr. Rich. (1897) . . — Leipzig-Gautzsch, Weberstr.
302. *Wolterstorff, Dr. W., Kustos (1890) . . . — Magdeburg, Domplatz 5.
303. Wülker, Dr. G. (1912) . . . . . — München, Zoolog. Staatssammlung, Alte Akademie.
304. *Wunderlich, Dr. Ludw., Direktor des Zoolog. Gartens (1897) . . . . . — Köln-Riehl.
305. Zacharias, Professor Dr. O. (1907) . . . . — Plön-Holstein, Biolog. Station.
306. *Zarnik, Dr. Boris, Privatdozent (1909) . — Würzburg, Zoolog. Institut.
307. *Zelinka, Professor Dr. K. (1890) . . . . — Czernowitz, Österreich.
308. *Ziegler, Professor Dr. H. E. (1890) . . . — Stuttgart, Techn. Hochschule.
309. Zimmer, Prof. Dr. Carl, Kustos am Zoolog. Institut (1902) . . . . . — Breslau IX, Sternstr.
310. *Zschokke, Professor Dr. Fr. (1890) . . . — Basel, Zool. Anstalt.
311. *Zugmayer, Dr. Erich (1909) . . . . . — München, Alte Akademie, Zoolog. Staatssammlung.

B. Außerordentliche Mitglieder.

312. Nägele, Erwin, Verlagsbuchhändler (1904) — Stuttgart, Johannesstr. 3.
313. Sproesser, Dr. Th., Verlagsbuchhändler (Schweizerbartsche Verlagsbuchhandl. 1909) . . . . . — Stuttgart.
314. Kgl. Universitätsbibliothek (1911) . . . . — Bonn a. Rh.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Verzeichnis der anwesenden Mitglieder und Gäste 3
Kurze Übersicht über den Verlauf der Versammlung 4
Eröffnung der Versammlung und Begrüßungen 6
Geschäftsbericht des Schriftführers und Wahl der Rechnungsrevisoren . . 15
Referat des Herrn Prof. Lohmann: Die Probleme der modernen Planktonforschung 16
Vortrag des Herrn Dr. Teichmann: Zur Biologie der Trypanosomen . 109
Vortrag des Herrn Prof. Simroth: Über die Entstehung der Tunicaten 116
Vortrag des Herrn Dr. Schaxel: Zur Analysis des Spiraltypus der Anneliden furchung bei normalem und abnormem Verlauf 150
Diskussion: Herr Prof. Brandes 163
Vortrag des Herrn Dr. Schellack: Untersuchungen über die Coccidien aus Lithobius und Scolopendra 163
Vortrag des Herrn Prof. Gebhardt: Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloiden 179
Bericht des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator“, Herrn Prof. F. E. Schulze 205
Bericht des Delegierten der Deutsch. Zool. Ges. Herrn Prof. Kraepelin über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911 209
Wahl des nächsten Versammlungsortes 211
Antrag des Bundes für Schulreform 211
Antrag des Herrn Prof. Braun, betr. Unterstützung des Nomenclator und Bericht des Schriftführers über die finanzielle Lage der Gesellschaft 211
Beratung über das Prioritätsgesetz 214
Vortrag des Herrn Dr. Hempelmann: Das Problem der denkenden Pferde des Herrn Krall in Elberfeld 228
Diskussion: Herr Prof. Ziegler, Prof. zur Strassen, Dr. P. Sarasin, Dr. Thesing, Prof. Pütter 234
Vortrag des Herrn Prof. Heider: Über Organverlagerungen bei der Echinodermen-Metamorphose 239
Vortrag des Herrn Dr. Baltzer: Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia 252
Diskussion: Herr Prof. Spengel 259
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Einige Organisationsverhältnisse von Sipunculusarten und ihre Bedeutung für die Systematik der Tiere 261
Diskussion: Herr Prof. Ziegler und Prof. Spengel 272

Seite
Vortrag des Herrn Dr. Steche: Beobachtungen über die Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven 272
Diskussion: die Herren Prof. Goldschmidt, Dr. Pringsheim, Dr. Steche, Dr. Schulze und Dr. Steche 280
Vortrag des Herrn Dr. Hanitzsch: Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen 281
Vortrag des Herrn Prof. Hartmann: Blastosporidium schooi, ein neues Menschenpathogenes Protozoon (nur Titel) 309
Demonstration der Herren Prof. Spengel, Dr. Baltzer, Prof. Roux, Prof. Heider, Prof. Schuberg und Prof. F. E. Schulze 309
Bericht der Rechnungsrevisoren 309
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Über den Hautmuskelschlauch gewisser Thalassema-Arten und seine Bedeutung für die Systematik der Tiere 309
Vortrag des Herrn Prof. Häcker: Untersuchungen über Elementareigenschaften 317
Diskussion: Herr Prof. Goldschmidt 319
Vortrag von Frau Dr. F. Moser: Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung 320
Vortrag des Herrn Prof. Klunzinger: Über einige Ergebnisse meiner Studien über die Rundkrabben des Roten Meeres 333
Vortrag des Herrn Dr. Erhard: Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei Helix pomatia nebst Bemerkungen über seine Bedeutung bei Wirbellosen im allgemeinen 344
Vortrag des Herrn Dr. Huth: Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen (nur Titel) 349
Vortrag des Herrn Prof. Jaekel: Bericht über die Dinosaurierfunde bei Halberstadt (nur Titel) 349
Vortrag des Herrn Prof. Scupin: Welche Ammoniten waren benthonisch, welche Schwimmer 350
Diskussion: Herr Prof. Jaekel 367
Vortrag des Herrn Dr. Mortensen: Über eine sessile Ctenophore . . . 367
Diskussion: Frau Dr. Moser und Herr Dr. Mortensen 372
Demonstrationen der Herren Prof. Häcker, Dr. Huth, Prof. Hartmann, Prof. Gebhardt, Dr. Erhard, Prof. Goldschmidt 372
Schluß der Versammlung 372
Statuten der Gesellschaft 373
Mitgliederverzeichnis 377

MCZ ERNST MAYR LIBRARY
3 2044 118 635 630

Date Due

~~MAY 2 6 1951~~